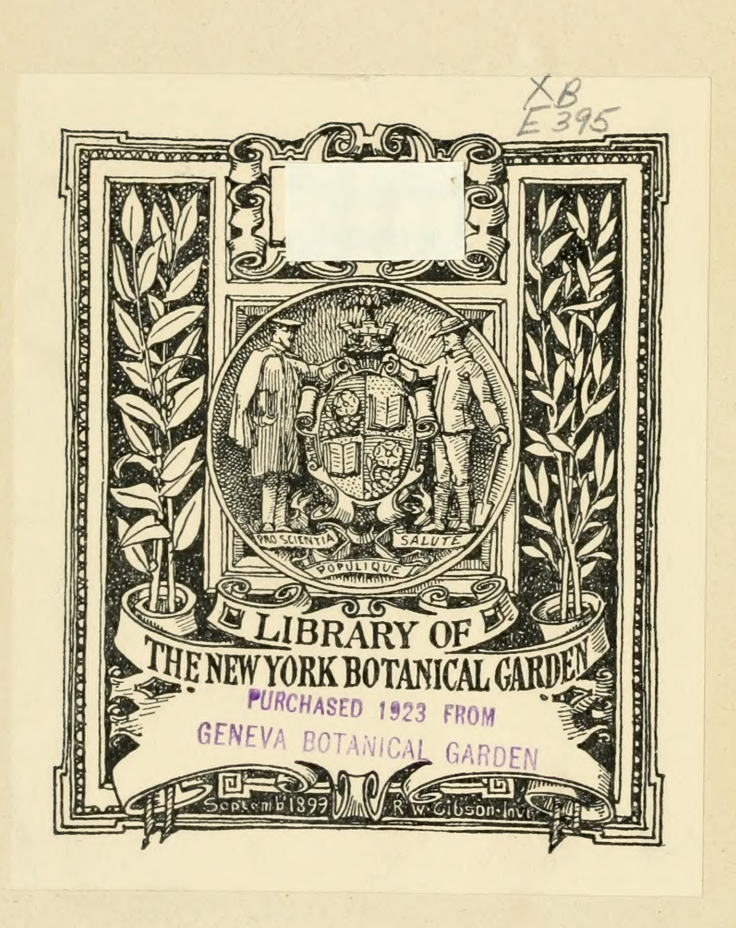



XB
E395
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
Septemb 1899
R.W. Gibson Inv

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Neunter Band.
Mit sieben Tafeln.





Breslau 1909.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des neunten Bandes.

Register zum neunten Bande.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Prof. Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Oscar Brefeld,

Professor an der Universität Breslau.

Neunter Band. Erstes Heft.

Mit sechs Tafeln.

Breslau 1904.

J. U. Kern's Verlag

(Max Müller).

Inhalt des ersten Heftes.

Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten und der biologische Wert der Basidie.

Von **Dr. Richard Falck.**

Mit Tafel I—VI.

Die Pilze sind ebensowenig den grünen Pflanzen wie den Tieren zuzurechnen, sie bilden ein grosses Organismenreich für sich und beanspruchen eine eigne Disziplin, wie dies von meinem Lehrer Brefeld in seinen Vorlesungen seit Jahren betont wird. Sie erreichen eine hohe und eigenartige morphologische Differenzierung und existieren in unzähligen Gattungen und Arten, ohne daß eine sexuelle Differenzierung an der Ausbildung dieses Formenreichtums beteiligt ist[1]). In dem Verlust der Sexualität bei ihren höher entwickelten Familien tritt die Eigenart der Pilze zu Tage gegenüber den beiden anderen Reichen der Lebewesen, doch sind sie von den grünen Pflanzen noch besonders unterschieden durch den Mangel des Assimilationsapparates, der Bildungsstätte aller organischen Substanzen, während das Fehlen differenzierter Bewegungs- und Sinnesorgane sie außerdem von den Tieren unterscheidet. Die Organisation der Pilze ist deshalb eine verhältnismäßig sehr einfache, und ihre Funktionen sind nur auf die Ausnutzung bereits gebildeter organischer Substanzen gerichtet, von denen sie ausschließlich leben. Die Beziehungen, welche zwischen der Organisation der lebendigen Substanz und den Lebensbedingungen in der Außenwelt bestehen, werden deshalb bei den Pilzen am einfachsten zu analysieren sein. Hierauf wurde ich bereits durch meine ersten Untersuchungen über *Sporodinia grandis*[2]) hingeleitet, die das Resultat ergaben, daß die Funktionen und

---

[1]) Brefeld hat durch seine umfangreichen Untersuchungen, besonders im III. VII. VIII. IX. und X. Hefte seines Werkes „Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie“, den Nachweis erbracht, daß die bei den einfachsten Formen der Pilze noch vorhandene Sexualität allmählich erlischt und daß die Ascomyceten und die Basidiomyceten als geschlechtslose Lebewesen zu betrachten sind. Brefeld hat auch zuerst erkannt und betont, daß dies Moment die Entwicklungsrichtung der Pilze gegenüber derjenigen der grünen Pflanzen besonders charakterisiert. (Kernverschmelzungen im Askus und in der Basidie sind als sexuelle Differenzierungen nicht wohl anzusehen.)

[2]) R. Falck, Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VIII.

Gestaltungen der beiderlei Fruktifikationsorgane als zweckmäßige Anpassungszustände (Ökologismen[1])) dieses Pilzes an seine besonderen Lebensverhältnisse verständlich werden.

Für das Studium der Anpassungszustände und ihrer Entstehung (Ökogenese[1])) im Pflanzenreich sind die Pilze daher die geeignetsten Objekte, und doch ist keine Gruppe der Lebewesen bisher biologisch so wenig verstanden worden wie die am höchsten differenzierten Pilze, die Basidiomyceten. Welchen Sinn hat die Ausbildung dieser mächtigen Hutpilze mit ihren reichen Nährstoffmengen, die für die Sporenbildung nur zum geringsten Teile verwertet werden? Wozu dient die Ausbildung der unzähligen Sporen, wenn sie über das Bereich des eignen Hutes nicht wesentlich hinausgelangen? Welchen Zweck hat die Bildung der Sporen überhaupt, wenn sie nicht keimfähig sind, wie dies die bisherigen Forschungen bei den meisten Formen ergeben haben?

Mit der letzten dieser Fragestellungen begannen meine Untersuchungen, und ich war zunächst in dem Glauben befangen, daß Maden und andere Tiere, welche den Nährstoffen der Hutpilze ihr Dasein verdanken, gleichzeitig die Verbreiter der Pilzsporen seien, nach Analogie der saftigen Früchte bei den Pflanzen, die als Hilfsmittel für die Verbreitung der Samen gebildet werden. Ich ließ deshalb die Sporen verschiedener — weiter unten benannter — Basidiomyceten den Madenleib passieren und prüfte sie dann auf ihre Keimfähigkeit. Die aus den Exkrementen der Maden wiedergewonnenen Sporen sind natürlich stark mit Bakterien verunreinigt, und es bedarf sehr sorgfältiger Versuche, um die Beobachtung der Sporen in Nährlösung für längere Zeit zu ermöglichen. In keinem einzigen Falle konnte aber eine Keimung beobachtet werden, ja selbst die keimfähigen Sporen von Collybien und Brandpilzen, die in gleicher Art von Maden aufgezehrt und scheinbar ganz unversehrt aus den Exkrementen wiedergewonnen wurden, hatten ihre Keimfähigkeit fast vollständig eingebüßt. Anders verhält es sich mit den dunkelgefärbten Sporen der mistbewohnenden Basidiomyceten und Ascomyceten, die den Verdauungskanal der Säugetiere nicht bloß ohne Nachteil passieren können, sondern zum Teil erst hierdurch ihre volle Keimfähigkeit erhalten.

Auch die Frage, ob die Sporen der Basidiomyceten, deren Keimung bisher nicht beobachtet werden konnte, vielleicht erst eine Ruheperiode durchmachen müssen, bevor sie keimfähig werden, ist von mir experimentell bei den folgenden Pilzen geprüft worden: *Boletus edulis* Bull., *B. scaber* Bull., *B. luteus* L., *Cantarellus cibarius* Fr., *Tricholoma equestre* L., *Russula emetica* Schaeff., *Lepiota procera* Scop., *Lycoperdon piriforme* Schaeff. und *L. gemmatum* Batsch, *Scleroderma vulgare* Fl. dan., *Elaphomyces granulatus* Fr. Die frisch aufgefangenen reinen Sporen wurden für die Prüfung zwischen ausgeglühte poröse Tonplättchen gebracht,

[1]) Nach Carl Detto, Die Theorie der direkten Anpassung etc. Jena 1904.

die auf den Innenflächen kleine Vertiefungen trugen und an den Rändern teils mit Gips, teils mit Heftpflasterstreifen gedichtet waren. So vor Tierangriffen geschützt, wurden sie dann teils dicht unter der Erde, teils unter Moos an solchen Orten in der freien Natur aufbewahrt, an denen die betreffenden Pilze natürlich vorkommen. Nach einjähriger Aufbewahrung wurden die reingebliebenen Sporen sowohl in Wasser wie auch in den verschiedenen Nährlösungen kultiviert, doch blieben alle diese Versuche resultatlos.

Dagegen ist es mir gelungen, die beiden ersten Fragen nach der Bedeutung der Fruchtkörper- und Sporenbildung erfolgreich zu lösen und zwar durch die Beobachtung, wie diese Pilze ihre Sporen verbreiten.

Unsere bisherigen Kenntnisse über die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten.

Ganz allgemein bekannt sind die Sporenbilder der Basidiomyceten, die man erhält, wenn man die abgeschnittenen Hüte mit der Unterseite auf ein gefärbtes Papier legt. Die Summe der abgefallenen Sporen zeichnet dann im Verlauf einiger Stunden das genaue Bild der hymeniumtragenden Unterseite des Hutes — der Hymenophore — auf das Papier ab, sodaß man aus den Sporenbildern genaue Aufschlüsse über den Verlauf der Lamellen, der Poren etc. erhalten kann. In Pilz-Herbarien werden deshalb neben den durch das Trocknen geschrumpften Hüten solche Sporenbilder zur Darstellung gebracht[1]).

Der erste, der meines Wissens die weitere Beobachtung gemacht hat, daß die Sporen der Basidiomyceten sich auf der Unterlage über den Bereich des Hutes hinaus verbreiten, „wenn sich ein Zwischenraum befindet zwischen dem Rand des Hutes und dem Körper, dem er aufliegt,“ ist Bouillard[2]). Dieser Mykologe hält die Basidien deshalb für elastische Fäden, welche die Sporen mit einer Schleuderbewegung ausstreuen. Ähnliche Beobachtungen haben nach ihm noch Hoffmann[3]) und de Seynes[4]) mitgeteilt. Hoffmann gibt an, „daß die Sporen infolge ihrer ungeheuren Leichtigkeit weit fortgetragen würden, doch stets nur schief abwärts, in ruhiger Luft niemals aufwärts.“ Bei *Polyporus destructor* sah er in schwach bewegter Luft weiße Wolken von Sporen wie rauchend aufsteigen und langsam fortziehen. In vollständig abgeschlossener und ruhiger Luft gelangten dagegen keine Sporen auf eine Glasplatte, welche nur $^3/_4$ Zoll über dem Pilze schwebte, während auf einer $2\,^1/_2$ Zoll unterhalb des Pilzes befindlichen Glastafel die Sporen fast über das sechsfache des Pilzumfanges gleichmäßig

---

[1]) Vergl. G. Herpell, Sammlung präparierter Hutpilze. St. Goar, Selbstverlag.
[2]) Bouillard, Champ. de Fr. I, p. 52.
[3]) Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 2, 1860, p. 315.
[4]) De Seynes, Annales des sciences nat. V. Ser., 1864, p. 252.

bis an den Rand bedeckten. Hoffmann glaubt, daß die Sporen etwa durch Ausreckung und Verkrümmung der austrocknenden Sterigmen schwach seitwärts geschleudert werden und dann niederfallen. Auch de Seynes gibt an, beobachtet zu haben, daß die Sporen manchmal die Punkte überschreiten, wohin sie naturgemäß fallen müßten, nämlich unter die Lamellen. Er hat schon versucht, das Phänomen der außerordentlichen Zartheit der Sporen zuzuschreiben, die durch die geringsten Luftströmungen fortgeführt werden könnten. Doch beschreibt er dann ausführlich eine Beobachtung, daß ein Hut von 8 cm Durchmesser seine Sporen über eine 17 cm breite Grundfläche ausgebreitet hat in einem gut verschlossenen Schreibtisch, wo Bewegungen der feuchten Atmosphäre damit nicht in Verbindung zu bringen waren. Hierdurch glaubt auch de Seynes die Tatsache des Schleuderns seitens der Basidien konstatiert zu haben.

De Bary[1]) glaubt, indem er in seiner Morphologie und Physiologie der Pilze über diese Beobachtungen von Bouillard und Hoffmann berichtet, daß die Sterigmen der Basidiomyceten ähnliche hygroskopische Erscheinungen und Drehungen zeigen wie die Conidienträger von *Peronospora*, welche beim Austrocknen zur Zeit der Sporenreife zu bandförmiger Blättergestalt collabieren und sich dabei um ihre eigene Längsachse drehen.

Die erste mikroskopische Beobachtung, wie das Sporenabwerfen bei den Basidiomyceten tatsächlich erfolgt, ist meines Wissens von Brefeld[2]) gemacht worden, als er die Entwicklungsgeschichte des *Coprinus stercorarius* lückenlos verfolgte. Bei diesem Pilz werden nach Brefeld die Sporen und die Sterigmen gleichzeitig ausgebildet und auch gleichzeitig entleert, sodaß hier der Akt des Sporenwerfens ein einmaliger ist. Brefeld sagt wörtlich: „Die Sporen fallen von der Spitze der Sterigmen, die an ihrer Spitze aufplatzen, wie ein dichter Regen in dunklen Wölkchen sichtbar zur Erde herab. Es genügt eine Minute Zeit während dieses Aktes, um auf einem untergelegten Glase den Abdruck des Hutes zu bekommen. Der ganze Akt dauert nur 2—3 Stunden, und dichte Sporenmassen bedecken den Boden rings um den Stiel.“ In der Anmerkung 2 auf Seite 65 l. c. sagt Brefeld über den Mechanismus des Sporenwerfens dann folgendes: „Die Sporen werden durch Aufplatzen der Sterigmen abgeschleudert. Es tritt nach dem Abwerfen der Sporen, welches bei allen 4 Sporen einer Basidie stets gleichzeitig erfolgt, aus den Sterigmen ein kleines Tröpfchen hervor, welches anzeigt, daß sie offen sind. Die Basidien sind vor dem Abwerfen der Sporen elastisch gespannt; ebendarum erfolgt ein plötzlicher Ruck, wenn die Sporen abgeworfen werden, die Sterigmen aufplatzen und die Basidien durch Contraktion ihrer elastisch gespannten Membran nach Maßgabe ihrer Spannung von ihrem Inhalt entleeren. Die abgeworfenen Sporen führen

---

[1]) de Bary, Morph. und Phys. der Pilze etc. Leipzig 1866.

[2]) Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, III. Heft, Basidiomyceten I, S. 65 und 66.

stets von dem ejakulierten Inhalt der Basidie mit sich. Sobald man sie in zweckmäßiger Weise auf einem reinen Deckglase auffängt und zugleich den Prozeß der Sporenentleerung unter dem Mikroskop continuierlich verfolgt, sieht man, wie sie mit dem Inhalte ankommen, wie dieser aber, weil er nicht bedeutend ist, schnell verdunstet, also entweder gar nicht, oder nur kurze Zeit gesehen werden kann." Bei den meisten anderen Hutpilzen erfolgt die Sporenentleerung nach Brefeld aber in anderer Art, weil bei diesen die Huthaut des gespannten Hutes intakt bleibt und die Lamellen nicht aufgespalten werden wie bei *Coprinus*. Es kann daher die Entleerung der Sporen nicht durch einfaches Abfallen von den gespalteten und horizontal ausgebreiteten Hymenialflächen geschehen. Die Lamellen bleiben hier geschlossen, und es bestehen nur enge Zwischenräume, in welche die Sporen durch schwache Ejakulation geworfen werden, um dann zu Boden zu fallen. (Brefeld, l. c. S. 32, bei *Amanita muscaria*.)

Weitere Beobachtungen über die Sporenverbreitung bei einigen mistbewohnenden Basidiomyceten sind dann von Emil Christian Hansen veröffentlicht worden[1]). Hansen gibt gleichfalls an, daß z. B. bei *Coprinus stercorarius* die Sporen mit großer Kraft ausgeschleudert würden. Hansen hat dann besonders den *Agaricus semiglobatus* beobachtet. Diese Form soll nur einen kleinen Teil der Sporen am Tage mit geringer Kraft, den Hauptteil aber des Nachts im Dunkeln mit großer Kraft ausschleudern. Ein Fruchtkörper, dessen Stiel 60 mm hoch war, warf seine Sporen in eine Entfernung von 100 mm von demselben aus. Sowohl des Tags wie des Nachts wurden die Sporen in derselben Richtung, nämlich nach der von dem Licht entfernten Seite, ausgeworfen. Die ausgeworfenen Sporen können auf Papier, das unter dem Hut angebracht ist, aufgefangen werden. Das Tagesbild ist ein ziemlich schwach gefärbtes fächerförmiges, des Nachts dagegen eine schwarzbraune, lange, keilförmige Figur. In einem Versuche wurde nun ein Stückchen der von dem Lichte entfernten Seite des Hutes abgeschnitten. Es zeigte sich dann, daß der äußere Teil der von den Sporen gebildeten Figur einen entsprechenden Ausschnitt bekam. Hansen glaubt, hierdurch dargetan zu haben, daß die in der größten Entfernung ausgeschleuderten Sporen aus dem von dem Licht entfernten Teil des Hutes herrühren.

Dieselbe Beobachtung an mistbewohnenden *Agaricineen*, welche ich schon im Jahre 1902 mitgeteilt habe[2]), war der Ausgangspunkt zu diesen Untersuchungen. Die Fruchtkörper von *Agaricus coprophilus*, *Chalymotta*

[1]) Nogle Undersögelser over Agaricinres Biologie (Einige Untersuchungen über die Biologie der Agaricineen). (Vortrag in der biologischen Gesellschaft zu Kopenhagen am 28. Oktober 1897. Hospitalstitende 1897, No. 46, p. 1109.) Referat im Botanischen Zentralblatt, Bd. 74, S. 114.

[2]) R. Falck, Die Kultur der Oidien und ihre Rückführung in die höhere Fruchtform bei den Basidiomyceten in Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VIII.

campanulata und *Anellaria semiglobata* verbreiten ihre Sporen, wie dies in meiner Arbeit beschrieben ist, nicht bloß über die Fläche des Substrates, sondern auch allseitig in den Raum hinein, sodaß sie in auffälliger Art die Oberfläche der eigenen Hüte bedeckten, obgleich jeder von außen kommende Luftzug in den unter Glasglocken befindlichen Kulturen vollständig abgeschlossen war.

Da ich wie Hansen und alle früheren Autoren zunächst daran glaubte, daß die Sporen von den Basidien abgeschleudert werden könnten, suchte ich vergeblich nach einer Erklärung, wie den Sporen von ihren Basidien eine solche Richtung erteilt werden kann, daß sie auf den eignen Hut gelangen. Die Beobachtung des Sporenauswerfens sporenreifer, senkrecht gestellter Lamellenteilchen von *Chalymotta* unter dem Mikroskop ließ zudem nichts von einem derartigen Abschleudern der Sporen erkennen, sie fielen vielmehr blitzschnell von den Sterigmen senkrecht herunter auf das Objektglas. Über diesen Punkt kamen meine Untersuchungen zunächst nicht hinaus.

Die vorstehend zusammengefaßten bisherigen vereinzelten Beobachtungen waren nicht im stande, bei den Botanikern die Überzeugung herbeizuführen, daß die Hutpilze ihre Sporen tatsächlich selbsttätig über das Bereich des eignen Hutes hinaus auf weitere Strecken verbreiten können. (Abgesehen von den lamellenspaltenden *Coprinus*formen, bei denen die Sporen etwa wie aus Asken rings um ihren Hut auf kurze Entfernungen hin abgeworfen werden.) Bei allen übrigen Basidiomyceten ist eine Schleudertätigkeit der Basidie etwa nach Art eines elastischen Bandes tatsächlich nie beobachtet worden, und wenn dies auch gelungen wäre, hätte es unverständlich bleiben müssen, wie die Sporen aus den engen Spalten zwischen den Lamellen nach unten und dann seitlich weitergeschleudert werden können. Die auffälligen Hutpilze bieten sich jedem Naturforscher, sei es auf Exkursionen im Freien, sei es im eigenen Haushalte, zur Beobachtung dar, und er sieht nie, daß die Sporen über den Hut hinaus sich ausbreiten. Wenn er Sporen findet, dann liegen sie stets nur unter dem eignen Hut. So ist es erklärlich, daß man die vereinzelten Mitteilungen nicht beachtet hat und daß allgemein die Auffassung verbreitet ist, daß die Basidiomyceten ihre Sporen nur unter den eignen Hut herunterfallen lassen. Mit Bezug hierauf meinte Geheimrat Brefeld des öfteren, daß es keinen unpraktischer gebauten Organismus gäbe als einen Hutpilz, der seine Sporen nur dort verbreitet, wo seine Mycelien schon vorhanden sind.

Die entscheidenden Fortschritte machten meine Untersuchungen erst, als ich die Methoden fand, wie sich die Sporenverbreitung im Raume kenntlich machen läßt und ich zufällig beobachtete, daß auch die abgeschnittenen Hüte sämtlicher Basidiomyceten ihre Sporen in derselben Art verbreiten wie die noch auf ihren Substraten befindlichen. Nun konnten Vertreter aller Formentypen unter den Hutpilzen, die im Freien gefunden wurden, zu den Untersuchungen herangezogen und ein umfassendes Bild von ihrer Sporenverbreitung gewonnen werden.

Es zeigte sich bald, daß alle Hutpilze, die wir in der Natur antreffen, ausnahmslos ihre Sporen in einem Umfange und in einer Vollkommenheit verbreiten, wie dies bisher von niemandem geahnt wurde.

Bevor nun die Frage erörtert werden kann, welche Vorrichtungen und Kräfte hierbei wirksam sind, müssen wir erst alle Phänomene der Sporenverbreitung, wie sie unter den verschiedenen Bedingungen in die Erscheinung treten, kennen lernen. Deshalb sollen die Ergebnisse der zu diesem Zwecke angestellten Untersuchungen zuerst beschrieben werden in der Reihenfolge, daß sie uns hintereinander folgende Fragen beantworten:

1. Wie werden die Basidiensporen über die unter den Fruchtkörpern befindlichen Flächen verbreitet?
2. Wie erfolgt die Verbreitung in den umgebenden Raum?
3. Welchen Einfluß haben Licht und Wärme auf die Sporenverbreitung?
4. Hat die Beschaffenheit der Flächen einen Einfluß auf die Verbreitung?
5. Wie erfolgt die Sporenverbreitung in zeitlicher Folge?
6. Ist die Sporenverbreitung abhängig von der räumlichen Lagerung der Basidien?

1. Die Verbreitung der Basidiensporen über die Flächen der Unterlage.

Das Bild 1 auf Tafel VI zeigt meine erste diesbezügliche Beobachtung. In der Zeit vom 23. bis 24. Dezember 1900 verbreiteten die beiden Fruchtkörper von *Chalymotta campanulata* unter einer Glasglocke ihre dunkelbraunen Sporen über die Fläche einer Milchglasplatte, welche sich etwa 2 cm tief unter den Hüten als Deckel auf der Kulturschale befand. Man sieht in der Nähe des Stieles die charakteristischen Sporenverbreitungslinien und die von den eignen Sporen in dicker Schicht bestreuten Hüte. Das zweite Bild derselben Tafel zeigt auf der unteren runden Papierscheibe die Sporenverbreitung desselben Pilzes während seiner ganzen Vegetation, wie sie bei Aufstellung des Kulturgefäßes am Fenster, also bei einseitiger Beleuchtung unter einer entsprechend großen Glasglocke, stattfindet. Die Papierscheiben besitzen in der Mitte kreuzförmige Einschnitte, mit deren Hilfe sie über den Hut gestülpt werden können, sodaß sie am Grunde des Stieles dem Kulturgefäße in wagerechter Lage aufgelegt werden konnten. Die Sporen werden zum größten Teil in der Richtung des einfallenden Lichtes ausgestreut. Wird das Kulturgefäß so aufgestellt, daß das Licht von zwei Seiten her einwirkt, so lassen sich zwei verschiedene Ausbreitungsrichtungen verfolgen. Es entsprechen dann der durch die Aufstellung bedingten stärkeren und längeren Belichtungsrichtung die stärkeren Ausbreitungslinien. In anderen Fällen finden sich Linien, die den Schattenumrissen des Stieles zu entsprechen scheinen, dann auch solche, die durch das schattengebende Fensterkreuz bedingt sein können. Diese und ähnliche

Erscheinungen führten Hansen wie mich (l. c.) zu der Auffassung, daß das Licht auf die Basidien einen richtunggebenden Einfluß ausübe.

Wurden etwas größere Flächen in geeigneten geschlossenen Räumen für die Verbreitung der Sporen dargeboten, dann zeigte sich, daß sie über einen Umkreis von ca. 20 cm in makroskopisch sichtbaren Mengen nicht wesentlich hinausgelangen, wobei ebenfalls bevorzugte, aber schwächere Ausbreitungslinien auftreten.

Wurde nun ein einziger Fruchtkörper in noch größere Räume gestellt, etwa in das Fach eines geräumigen Kulturschrankes, dann war der Verbleib des größten Teiles der Sporen zumeist nicht mehr makroskopisch zu verfolgen. Um nun die Verbreitung der Sporen in größeren Räumen verfolgen zu können, mußten größere Pilzformen verwendet werden, die eine entsprechend reichere Sporenbildung besitzen. Es wurden deshalb zunächst die Fruchtkörper von *Hypholoma fasciculare* Huds. angewendet, die fast zu jeder Jahreszeit zu finden sind und ebenfalls dunkle Sporen besitzen. Es zeigte sich, daß es sogar erforderlich ist, viele Hüte zusammenzustellen, um eine genügende Sporenausstreuung auf größeren Flächen zu erhalten, wie ja auch diese Pilze in der Natur zumeist zu vielen nebeneinander gebildet in die Erscheinung treten. Da in trockener Zimmerluft die abgeschnittenen Pilze schnell vertrocknen, ist es erforderlich, in den geschlossenen Kulturschrank einige Schalen mit Wasser zu setzen und, wenn dies noch nicht ausreicht, die Pilze mit ihren Stielen in ein Gefäß mit Wasser einzustellen. Ein Bündel von 5—6 Hypholomahüten vermag nun in einem allseitig geschlossenen Raume eine Grundfläche von weit über einem Quadratmeter von einem Punkte, sei es von der Mitte oder vom Rande aus, so vollständig zu bestreuen, daß man an jeder Stelle des Papieres Striche mit einem Hölzchen sichtbar machen kann. Auch hier finden sich selbst in vollständig dunklen Räumen unregelmäßig verlaufende Ausbreitungslinien vor, die rings um die Hüte herum am stärksten sind und sich nach den Rändern hin allmählich verlieren.

Für das Studium der Sporenverbreitung verwendete ich ganz besonders die großen Hüte von *Agaricus nebularis* Batsch und *violaceus* Sowerby, die im Herbst 1902 in der Umgebung von Breslau in großen Mengen zu finden waren. Wie nun ein Fruchtkörper von *A. nebularis* in einem allseitig geschlossenen flachen Schranke mit einer Grundfläche von einem Quadratmeter seine weißen Sporen auf einer Unterlage von schwarzem Papier in charakteristischer Weise ausstreut, zeigt die Figur 1 der ersten Tafel. Man hat den Eindruck, daß der Hut seine Sporen ausstreut, etwa wie ein Sämann die Saaten auswirft, und dieser Eindruck führt uns unwillkürlich zu der Auffassung, daß der Pilz in seinen Basidien über eine Kraft verfügen müsse, welche diese Erscheinung herbeiführt. Der dunkle Schrank stand in einem Zimmer, das allseitig gleichen Temperaturen ausgesetzt war. In ähnlicher Art verbreiten die Fruchtkörper aller anderen Agaricineen ihre Sporen unter den gleichen Versuchsbedingungen in dem Schranke. Die Ausbreitung der Sporen um

den Hut herum in radialen Ausbreitungslinien legt den Gedanken nahe, daß diese Linien der Ausdruck für den Verlauf der Lamellen seien, daß also unabhängig von der Beeinflussung durch das Licht vielleicht bestimmte Beziehungen bestehen zwischen dem Verlauf der Lamellen und den Verbreitungslinien der Sporen in den dunkel gehaltenen Räumen. Um hierüber Aufschluß zu erhalten, wurden die Hüte von *Agaricus violaceus* in vier Teile segmentiert, und jedes der dreieckigen Segmente an einem zentralen Holzstäbchen befestigt in je ein flaches dunkles Fach eines geräumigen Schrankens mit einer Grundfläche von je einem Quadratmeter aufgestellt. Die vier Segmente wurden nun in die vier gleich beschaffenen und gleichgelegenen Fächer in vier verschiedenen Richtungen so aufgestellt, daß sie, nebeneinandergestellt, die Form des ursprünglichen Hutes wieder zusammensetzen würden. Dasselbe Bild 1 zeigt uns, daß die Sporen sich um das Segment nach allen Seiten hin so ausbreiten, als ob ein vollständiger Hut aufgestellt wäre. Sehr schön ist hier zu sehen, wie auch die schrägen Flächen des Erlenmeyerschen Kölbchens von den Sporen bestreut sind. Die Versuche beweisen die Unabhängigkeit dieser Verbreitungslinien von dem Verlaufe der Lamellen.

Von allen Basidiomyceten verbreiten die Polyporeen ihre Sporen am gleichmäßigsten. Wurde ein Fruchtkörper von *Polyporus squamosus* Huds. unter den gleichen Bedingungen und in demselben Schrank wie im Falle der Figur 1 aufgestellt, so wurde die Fläche des untergelegten schwarzen Papieres ganz gleichmäßig ohne besondere Ausbreitungslinien von den weißen Sporen bedeckt. Dieser Pilz besitzt so reiche Sporenbildung, daß ein mittelgroßes Exemplar schon nach 5 Stunden die ganze Fläche des Papieres wie mit weißer Farbe gleichmäßig antüncht, sodaß Bilder, wie sie die Figur 2 der ersten Tafel wiedergibt, erhalten werden, wenn man vor der Bestreuung winkelförmig geschnittene Papierstreifen und Papierbuchstaben auf das Papier legt und sie nach der Bestreuung wieder entfernt, um die Kontrastfarbe des unbestreuten Papieres hervortreten zu lassen.

Die beschriebenen Versuche ergeben folgende Resultate:

1. Die Sporen der Hutpilze werden in geschlossenen flachen Räumen, welche gegen die Einwirkung äußerer Luftströmungen gesichert sind, mehr als meterweit, soweit die Versuchsflächen reichten, nach allen Richtungen hin auf die darunter befindliche Fläche verbreitet.

2. Je größer die Pilzfruchtkörper sind, oder je mehr Fruchtkörper zusammen verwendet werden, um so größer ist die Fläche, die von ihnen bestreut werden kann.

3. In einem dunklen, allseitig von gleichmäßigen Temperaturen umgebenen Raum verbreiten von allen Pilzen die Polyporeen ihre Sporen am gleichmäßigsten über die Flächen der Unterlage. Bei den Agaricineen finden sich radial verlaufende Ausbreitungslinien, die aber unabhängig sind von dem Verlauf der Lamellen.

4. Am Lichte finden sich bei allen Pilzen mehr oder weniger deutliche Ausbreitungslinien, die mit der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen korrespondieren.

2. Die Verbreitung der Sporen in den umgebenden Raum.

Die Bilder, welche die Sporen auf der unter dem Fruchtkörper befindlichen Fläche aufzeichnen, sind der projizierte Ausdruck ihrer räumlichen Verbreitung nach den vier Himmelsrichtungen hin in möglichst flachen Räumen. Sie geben aber keine Auskunft, wie ihre allseitige Verbreitung in den umgebenden Raum erfolgt. Um hier einen Einblick zu gewinnen, verfuhr ich so, daß der für die Sporenverbreitung bestimmte Raum auch nach oben hin vergrößert und an möglichst vielen Stellen mit wagerechten Flächen versehen wurde, auf denen die Sporen sich verbreiten können. Es wurde dies in der einfachsten Art dadurch erreicht, daß in längeren Papierstreifen fensterartige Rechtecke möglichst dicht nebeneinander mit dem Messer eingeschnitten wurden, die an einer schmalen Seite mit dem Papier in Verbindung blieben, sodaß ihnen, wenn sie rückwärts eingebogen wurden, eine wagerechte Lage dauernd erteilt werden konnte. Mehrere solcher Papierstreifen wurden nun in gleichmäßiger räumlicher Verteilung den Innenflächen der Gefäße, welche den Sporenverbreitungsraum begrenzten, so angeklebt, daß die ausgeschnittenen Fenster allseitig wagerecht in den Raum hineinragten. Das erste Resultat, welches ich auf diesem Wege gleichfalls an der mistbewohnenden *Chalymotta campanulata* erhielt, zeigt die Figur 2 auf Tafel VI. Es wurde ein Glaszylinder von 32 cm Höhe und 20 cm Durchmesser in der beschriebenen Weise mit Papierstreifen beklebt, sodaß die untersten derselben sich schon in der Höhe der Hutoberfläche befanden. Um sie gleichmäßig zu photographieren, wurden die Papierstreifen aus dem Zylinder herausgelöst und mit den zurückgebogenen Fenstern auf einer ebenen Fläche befestigt. Aus der Photographie ist nur einer von den vier Papierstreifen in dem Bilde ganz wiedergegeben. Nicht bloß die Bodenfläche, auch sämtliche Blättchen, welche in den Raum hineinragten, sehen wir auf der Oberfläche von den Sporen des Pilzes mehr oder weniger gleichmäßig bestreut. Auf den kleinen Flächen der Blättchen können wir hier auch schon bestimmte Ausbreitungslinien wahrnehmen, welche mit denen auf der Unterlage zum Teil korrespondieren.

Es interessiert nun zunächst die Frage, wie weit die Sporen sich allseitig in den umgebenden Raum verbreiten können. Ich wandte deshalb die größten Glaszylinder an, welche mir zur Verfügung standen, 65 cm hoch und 22 cm im Durchmesser. In ihrem Innenraum wurden drei große Papierstreifen mit je 20 Fenstern befestigt und die Zylinder dann über je einen in natürlicher Stellung mit seinem Stiel auf die Unterlage gestellten Pilzfruchtkörper gestülpt. Wo der Zylinder der Unterlage aufgesetzt war, wurde er ringsherum noch mit einem Wattestreifen umkleidet, um äußere

Luftströmungen sicher abzuhalten. Die Pilze, welche ich für diesen Versuch verwendete, verhielten sich nun alle gleich: sie bestreuten jedes Blättchen, welches in den Zylinderraum hineinragte, und zwar stets nur auf der Oberfläche. Die Bestreuung war je nach den Umständen mehr oder weniger regelmäßig. Zur Untersuchung kamen zwei Hypholomaformen, *Hygrophorus pratensis* Fries, *Armillaria mellea* Quelet, *Agaricus nebularis, Agaricus violaceus* etc.

Dann wurden Versuche in noch größeren Dimensionen ausgeführt. Einen großen, im Stadium des Sporenwerfens befindlichen Fruchtkörper von *Polyporus squamosus* brachte ich an einem eisernen Stativ, 20 cm vom Boden entfernt in normaler Lage befestigt, in den größten dicht verschließbaren Schrank, der mir im Institute zur Verfügung stand, und welcher einen Raum von ca. 2 cbm umfaßt. An jeder der vier Wandseiten des Schrankes wurde, von der Decke bis an den Boden reichend, eine ganze Längsreihe der beschriebenen Fensterstreifen angebracht. Außerdem hingen von der Decke des Schrankes — daselbst mit Heftzwecken befestigt — schmale einreihige Fensterstreifen mit abwechselnd vorstehenden Fensterblättchen bis auf die Oberfläche des Hutes herab. Nach zwei Tagen waren sämtliche Blättchen, die wagerecht in den Raum hineinragten, gleichmäßig von dem weißen Sporenpulver des Pilzes in ebenso dicker Schicht wie die Bodenfläche bestreut.

Eine weitere Versuchsanstellung galt der Frage, wie hoch wohl die Sporen emporzusteigen vermögen und ob und wie die Bestreuung der Blättchen mit der Entfernung abnimmt. Die Photographie No. 2 auf Tafel II zeigt die Anordnung des Versuches in seinem unteren Teile. Auf eine Gaslampenglocke, die in eine runde Glasschale gut hineinpaßt, wurde eine gläserne Röhre, $12^1/_2$ cm im Durchmesser und 70 cm lang, aufgesetzt und an einem Stativ befestigt. In die gläserne Röhre wurden zweiseitig Fensterstreifen aus schwarzem Papier eingeklebt, wie dies die Figur zeigt, und die obere Öffnung derselben mit einer Glasplatte bedeckt. Nasses Filtrierpapier diente zur Isolierung und Feuchthaltung des Raumes. Unter die Glocke, von außen nicht sichtbar, wurde ein Fruchtkörper von *A. nebularis* aufgestellt. Nach zwei Tagen waren alle Blättchen gleichmäßig beworfen. Es wurde nun ein zweiter ebenso beschaffener Zylinder auf den ersten aufgesetzt, die Ansatzstelle mit Papier umklebt und für entsprechende Befestigung des Röhrensystems gesorgt. Nach zwei Tagen waren die Blättchen auch dieses Zylinders bis oben hin gleichmäßig beworfen. Nun wurde ein neuer Fruchtkörper von *A. nebularis* am Grunde der Röhre unter der Lampenglocke aufgestellt und eine dritte und vierte Röhre der zweiten aufgesetzt, die bis zur Decke des Zimmers hinaufreichten. Nach vier Tagen waren nun auch die Blättchen dieser Zylinder in gleichmäßig dichter weißer Schicht von den Sporen bedeckt. Bild 3 der Tafel II zeigt eine der Fensterscheiben aus der obersten der vier Röhren auf einer ebenen Fläche befestigt mit den zurückgebogenen gleichmäßig beworfenen Blättchen.

Ein Versuch in noch größeren Dimensionen wurde dann in einem durch zwei Etagen hindurchgehenden Aufzuge angestellt, ebenfalls mit einem großen

Fruchtkörper von *Polyporus squamosus*. Derselbe wurde wie im vorigen Versuche am Boden des Aufzuges aufgestellt. An dem den offenen Aufzug hebenden, mitten durch den Raum verlaufenden Strick wurden in Entfernungen von je 25 cm runde Scheiben aus schwarzer Pappe, etwa von der Größe der Hutoberfläche des Pilzes, wagerecht befestigt. Der dunkle Raum wurde gegen die Einwirkung von äußeren Luftströmungen durch das Dichten aller Fugen möglichst gesichert. Nach beendeter Sporenverbreitung waren sämtliche Blättchen ebenso wie die Papierunterlage, auf der das Stativ stand, in gleichmäßig dünner Schicht von den Sporen bedeckt. Die Bestreuung war entsprechend der Verteilung in dem großen Raume eine so geringe, daß man sie nur bei bestimmter Beleuchtung als einen gleichmäßigen Hauch auf den Blättchen wahrnehmen konnte. Daß es sich in der Tat um eine Bestreuung durch die Sporen handelte, wurde durch mikroskopische Präparate erwiesen.

Noch größere zur Untersuchung geeignete Räume standen mir nicht zur Verfügung. Sie müssen frei von eigenen Luftströmungen, allseitig geschlossen und von gleichen Temperaturen umgeben sein. Es gehören außerdem sehr viele Pilzfruchtkörper dazu, um einen großen Raum so mit den Sporen anzufüllen, daß sie auf den dargebotenen Flächen sichtbar werden. Doch unterliegt es nach den angestellten Versuchen keinem Zweifel mehr, daß geschlossene Räume von beliebiger Größe von entsprechend großen resp. vielen Fruchtkörpern so vollständig von Sporen erfüllt werden, daß jede Fläche im Raum von den Sporen bedeckt wird.

Durch diese Feststellungen ist der Beweis erbracht, daß die Hutpilze ihre Sporen in ungeahnter Vollkommenheit wie keine anderen sporenbildenden Organismen zu verbreiten vermögen und daß sie hierfür über ganz besondere Hilfsmittel verfügen müssen. Wenn diese Verbreitung bisher der Beobachtung entgangen ist, so liegt es eben daran, daß die Sporen so vollkommen in den Raum verteilt werden, daß ihr Verbleib sich der makroskopischen Wahrnehmung entzieht.

Wir wollen nun für die weiteren Fragestellungen zu den Versuchen in kleineren Räumen zurückkehren, in welchen uns die Sporen ein deutliches Bild von ihrer Verbreitung aufzeichnen können. Es handelt sich zunächst darum, die Ausbreitungsrichtung der Sporen im Raume noch deutlicher als auf den kleinen Blättchen der Fensterscheiben zu veranschaulichen. Es wurden deshalb weitere Versuche so angeordnet, daß in die großen Glaszylinder (63 cm hoch, 22 cm Durchmesser) eine Etage von sechs übereinander befindlichen Pappscheiben hineingebracht wurde. Die Pappscheiben wurden in gleichen Abständen von 8 cm auf zwei oder drei durch Bunsenbrenner gestielte Holzstäbe aufgespießt und in gleicher Höhe auf ihnen befestigt. Bei einem Teil der Versuche füllten die Pappscheiben, die mit je neun Ausschnitten von der Größe eines Quadratzentimeters versehen waren, den Durchmesser des Zylinders bis auf einen Zwischenraum von 1 cm vollständig aus. Die Ausschnitte waren in den verschiedenen Versuchsreihen so angebracht, daß sie entweder alle neun übereinanderlagen wie in der

Abbildung eines solchen Versuches in Figur 3 Tafel II. oder daß sie unregelmäßig miteinander abwechselten. Die Zylinder wurden dann mit je einem Fruchtkörper des *Agaricus nebularis* so beschickt, daß derselbe in der Mitte des Glaszylinders unter der untersten Pappscheibe freistehend aufgestellt wurde, wie das die Abbildung zeigt. Nach zwei Tagen waren dann sämtliche Scheiben gleich der Unterlage von den Pilzsporen beworfen; die unterste und die oberste der Pappscheiben war meist stärker bestreut als die übrigen und die unter den Lamellen befindliche Bodenfläche (Fig. 1 Tafel II). Wenn die Versuche am Fenster bei einseitiger Beleuchtung aufgestellt waren, dann fanden sich die charakteristischen Linien in der Richtung des einfallenden Lichtes auf allen Scheiben ebenso vor, wie wir sie früher schon auf der Unterlage kennen gelernt haben; daneben finden sich auch einzelne Bogenlinien von unregelmäßigem Verlauf. Bei den Versuchen mit durchlöcherten Pappscheiben kann man außerdem verfolgen, wie auch von den Löchern aus die Bestreuung in derselben Richtung erfolgt, was darauf schließen läßt, daß die Sporen sich auch durch die Löcher hindurch verbreitet haben. Die Figur 1 auf Tafel II sagt mehr als viele Worte.

Anstatt des normal ausgebildeten Hutes wurden in weiteren Versuchen unter die unterste Pappscheibe bei derselben Versuchsanordnung Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* aufgestellt, aus denen zweiseitig so große Segmente angeschnitten waren, daß der Hut eine X-förmige Gestalt erhielt. Das eine Mal wurden die so behandelten Hüte mit der ausgeschnittenen Fläche — also mit senkrecht zum einfallenden Licht gestellten Lamellen — das andere Mal in der Richtung der beiden stehen gebliebenen Segmente — also mit parallel verlaufenden Lamellen — nach dem Lichte hin aufgestellt. In beiden Fällen waren aber die Linien der bevorzugten Sporenausbreitung auf allen Pappscheiben des Raumes dieselben wie bei den früheren Versuchen, nämlich lediglich die von der Richtung des einfallenden Lichtes beeinflußten.

Auch die Versuche mit der etagenförmigen Abteilung des Raumes wurden dann in vergrößertem Maßstabe ausgeführt:

In einem senkrecht gestellten Aquarium wurden in leiterförmiger Anordnung 7 cm von einander entfernt schwarze 6 cm breite Papierstreifen befestigt und unter den niedrigsten Streifen in der Mitte der Bodenfläche zwei Fruchtkörper von *Hygrophorus pratensis* aufgestellt. Bereits nach 24 Stunden war sowohl die Bodenfläche als auch sämtliche Papierstreifen von den weißen Sporen bestreut und zwar der unterste und der oberste Streifen verhältnismäßig am stärksten. In demselben Aquarium wurde dann die Anordnung der Papierstreifen in jeder erdenklichen Art variiert, immer mit demselben Erfolg. So wurde z. B. in der Mitte der Bodenfläche des in normaler Aufstellung befindlichen Aquariums ein größerer Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* aufgestellt und zu beiden Seiten desselben je eine aus sieben schwarzen Pappscheiben angefertigte Etage angebracht, welche den ganzen verfügbaren Raum ausfüllten. Nur da, wo sie in der Mitte an-

einander grenzten, waren halbkreisförmige Ausschnitte in jedes Etagenblatt angebracht, sodaß der Pilz in einem röhrenförmigen mittleren Raume noch bequem aufgestellt werden konnte. Auch bei dieser Anordnung wurden sämtliche Blätter auf ihrer ganzen Fläche im Lichte sowohl als im Dunklen, wenn auch sehr ungleichmäßig, von den Pilzsporen bestreut.

Weitere Versuche führte ich in kleinen viereckigen Glasschränken mit einer Grundfläche von 30×55 cm und einer Höhe von 55 cm aus, die allseitig Glaswände besitzen und deren eine senkrechte Wand schieberartig geöffnet werden kann. An dem Holzrahmen im Innern der Kästen können Papierflächen als Querwände mit Heftzwecken in beliebiger Art befestigt werden. Es wurden für diese Versuche je vier Querwände aus schwarzem Papier in Abständen von 12 cm in dem Kasten befestigt. Dieselben wurden so zugeschnitten, daß sie sich dreiseitig den Wänden des Kästchens dicht anschlossen und nur einseitig einen 6 cm breiten Schlitz für den Durchtritt der Sporen frei ließen. Die Variation bestand zunächst darin, daß dieser Schlitz in vier gleichzeitig benützten und in gleicher Richtung aufgestellen Kästchen an den vier verschiedenen Seiten frei gelassen wurde. Es zeigte sich, daß in jedem Falle der frei gelassene Raum für den Durchgang der Sporen ausreichte, sodaß alle vier Blätter von dem Ausschnitt her, wenn auch entsprechend schwächer als die Bodenfläche in Linien bestreut wurden, gleichgültig, an welcher Seite die Ausschnitte angebracht waren.

Wenn nun aber die Querscheiben so angebracht wurden, daß die Ausschnitte miteinander abwechselten, so war die unterste Pappscheibe wie gewöhnlich, die zweitunterste nur verhältnismäßig wenig und die beiden obersten entweder garnicht oder doch nur in wenigen kaum sichtbaren einzelnen Linien bestreut.

Schließlich seien noch Versuche erwähnt, die mit einem großen (20 cm langen und 10 cm breiten) seitlich gestielten Fruchtkörper von *Agaricus ulmarius* Bull. in dem auf Seite 11 Abs. 1 beschriebenen großen Kulturschrank ausgeführt wurden. Der Fruchtkörper wurde mit dem glatt abgeschnittenen Stiel in einen mit Wasser gefüllten Rundkolben so eingeführt, daß derselbe die Öffnung des Kolbens wie ein Korkstopfen wasserdicht verschloß. Er wurde dann in der natürlichen wagerechten Lage an einem Stativ, 30 cm vom Boden entfernt, so befestigt, daß das Wasser, so lange es im Rundkolben vorhanden war, die abgeschnittene Fläche des Stieles benetzen mußte. Die Wände des Schrankes wurden wie früher mit Papierfenstern beklebt und der Schrank in der Mitte durch eine Querwand aus schwarzem Papier in zwei übereinander befindliche Räume von der Größe je eines Kubikmeters geteilt. Diese Querwand erhielt kreuzförmige Ausschnitte mit einem Lumen von 2 cm für den Durchgang der Sporen. Nach drei Tagen war die Querwand wie auch die oberhalb derselben befindlichen Fensterblättchen bis an die Decke hinauf gleichmäßig mit dem Sporenpulver bestreut, freilich deutlich schwächer als die Bodenfläche und die unterhalb der Querwand befindlichen Fensterblättchen. Es wurde nun eine zweite

Querwand 20 cm oberhalb der ersteren angebracht mit quadratischen Ausschnitten, welche durch die zwischen den Kreuzen des unteren Bogens stehen gebliebenen quadratischen Papierfelder bei der Aufsicht verdeckt erschienen. Nach vier Tagen waren nun auch dieser obere Bogen und die oberhalb desselben erneut befestigten Fensterblättchen gleichmäßig bestreut.

Diese gleichmäßige Verbreitung der Sporen über die in beliebiger Anordnung in einem so großen Raume befindlichen Flächen macht fast den Eindruck, als ob das feine Sporenpulver ein Expansionsvermögen besäße, etwa wie die Moleküle eines Gases, die jeden zur Verfügung stehenden Raum gleichmäßig erfüllen. Eine solche Vorstellung führt zu der Fragestellung, ob die Sporen vielleicht elektrisch geladen, und so mit Abstossungskräften versehen, sich gegenseitig verbreiten können. Mit Rücksicht hierauf wurden auch Versuche angestellt, durch wie große Öffnungen die Sporen bei ihrer Verbreitung noch hindurchgelangen können. In einem Glaszylinder von 30 cm Höhe und 20 cm Durchmesser war in der Mitte ein Diafragma eingeklebt mit einem mittleren runden Ausschnitt von 6 cm Durchmesser. Zum Versuch wurde ein Fruchtkörper von *Naucoria amara* verwendet, der gelbe Sporen verstreut, die auf weißem Papier aufgefangen wurden. Dieselben gelangten durch das Diafragma auf die Oberfläche, auch waren oberhalb desselben die an den Glaswänden befestigten Fensterblättchen gelb bestreut.

Wurde das Loch aber wesentlich verkleinert, so gelangten nur verhältnismäßig wenige Sporen in dünnen Streifen durch dasselbe hindurch auf die Oberfläche der Querwände, auch wenn die ganze Querwand siebförmig mit solchen Löchern versehen war. Schließlich habe ich auch einen Versuch so angeordnet, daß ich in einem normal aufgestellten Aquarium eine mittlere Querwand einsetzte, welche den rechteckigen Raum in zwei quadratische Räume (von ca. $\frac{1}{3}$ cbm) teilt. Das Diafragma besitzt in der Mitte einen runden Ausschnitt von 10 cm im Durchmesser. In einem der durch die Teilung entstandenen Räume wurde ein Fruchtkörper von *A. nebularis* in der Mitte aufgestellt und das Aquarium mit Glasscheiben bedeckt. Während nun der mit dem Pilz bestellte Bodenraum des Aquariums mit den weißen Sporen in dicker Schicht bedeckt war, fanden sich in dem angrenzenden Raum nur wenige kaum bemerkbare Verbreitungslinien. Dieselbe Versuchsanordnung mit aufrecht gestelltem Aquarium, sodaß der leere Raum oberhalb des mit dem Pilz bestandenen zu liegen kam, ergab dagegen eine volle Bestreuung der Oberfläche durch das Diafragma hindurch wie in den früher beschriebenen Versuchen. Diese Versuche beweisen schon, daß die Verbreitung der Sporen in geschlossenen Räumen ganz besonders in der Richtung nach oben erfolgt und daß von einem Expansionsvermögen nach Analogie der Gase keine Rede sein kann.

Eine letzte Möglichkeit in der Richtung der Sporenverbreitung im Raume ist diejenige von oben nach unten. Um auch dies zu prüfen, wurde ein rund geschnittener Fruchtkörper von *Polyporus squamosus*, wie es die Figur 4 auf Tafel II zeigt, an einem Stabe zentral befestigt und unterhalb desselben eine Etage aus runden Papierscheiben angebracht. Eine Pappscheibe befand

sich auch oberhalb des Pilzes an der Spitze des Stabes. Dieser Versuch, in einem entsprechenden Glaszylinder ausgeführt, ergab nach mehreren Tagen bei schwacher, einseitiger Beleuchtung das Bestreuungsbild 4 der Tafel II. Sämtliche Blättchen sind ebenso wie die Unterlagen und die schrägen Flächen des gläsernen Fußes von den Sporen bedeckt. Wir sehen hier besonders deutlich, daß auch auf der direkt unter dem Pilze befindlichen Pappscheibe die Bestreuung sich in ganz ähnlichen Linien vollzogen hat wie auf den übrigen Scheiben, daß also keine einzige Spore wirklich senkrecht unter den Hut gefallen ist. Auch ist es hier auffällig, daß die Linien unabhängig vom einfallenden Licht verlaufen. Wurden aber kleinere Agaricinenfruchtkörper wie *Tricholoma equestre* in der Mitte höherer Glaszylinder in derselben Art, nach oben und unten mit Papieretagen versehen, aufgestellt, dann waren außer der direkt unter dem Hut befindlichen Scheibe nur die oben befindlichen Blättchen in Licht-Linien von den Sporen bestreut.

Die Versuche dieses Abschnittes haben also folgende Resultate ergeben:

1. Die Hutpilze verbreiten ihre Sporen allseitig in den Raum hinein, und zwar vermögen die größten Exemplare selbst Lufträume von der Größe eines kleinen Zimmers (die möglichst frei von eignen Luftströmungen sind) so vollständig und gleichmäßig mit ihren Sporen zu erfüllen, daß alle im Raume vorhandenen Flächen gleichmäßig von ihnen bedeckt werden.

2. Insbesondere vermögen die Sporen in der Richtung von unten nach oben sehr weit emporzusteigen, sodaß dies in geschlossenen Räumen die bevorzugte Ausbreitungsrichtung der Pilzsporen ist.

3. Diese Verbreitung im Raume findet noch ungehindert statt, wenn auch zahlreiche Flächen den Verbreitungsraum ausfüllen und nur geringe spaltenförmige Öffnungen an beliebigen Stellen für den Durchtritt der Sporen freibleiben. Dies ist aber blos der Fall, wenn sich die Flächen mehr oder weniger senkrecht der von unten nach oben verlaufenden Ausbreitungsrichtung entgegenstellen. Sind die Öffnungen für den Durchtritt der Sporen sehr klein, dann können nur noch wenige Sporen hindurchgelangen.

4. Bei einseitiger Beleuchtung verbreiten sich die Sporen auf allen Flächen des Raumes ebenso wie auf der Unterlage in entsprechenden besonderen Linien, welche dagegen unabhängig sind vom Verlaufe der Lamellen. Große Fruchtkörper (besonders von Polyporeen) verbreiten in nicht zu großen Räumen ihre Sporen fast unabhängig vom Lichte gleichmäßig über alle Flächen, manchmal aber auch in eigenen Ausbreitungslinien (Fig. 4 Tafel II).

3. Über die Einflüsse, die Licht und Wärme auf die Sporenverbreitung ausüben.

Wir haben bereits die Sporenverbreitungslinien kennen gelernt, die bei einseitiger Beleuchtung auf allen Flächen im Raume entstehen. Es war hiernach zu erwarten, daß in dunklen Räumen die Ausbreitung der Sporen

eine gleichmäßigere sein würde. Um dies zu untersuchen, wurden Versuche im photographischen Dunkelzimmer des Instituts ausgeführt. In den geschlossenen flachen Schubladen eines Schrankes wurden Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* auf schwarzem Papier mit normalem Stiele aufgestellt. Nach drei Tagen fanden sich auf dem Papier Verbreitungslinien von einer Intensität, wie sie bisher im Licht noch niemals beobachtet wurden. — Bild 3 der Tafel I. — So oft ich den Versuch wiederholte und welche Schubladen ich auch auswählte, immer fanden sich die von rechts nach links verlaufenden auffälligen Sporenzeichnungen. Ich will hier aber gleich vorgreifend bemerken, daß rechts vom Schrank, unmittelbar angrenzend, die Wand eines geheizten Zimmers sich befindet und daß das Zimmer nach der anderen Seite an kalte Räume grenzt. Es ist nun deutlich zu sehen, wie die zunächst allseitig sich ausbreitenden Sporen in der Richtung nach dem kalten Raume umbiegen und in scharf begrenzten Linien dorthin verlaufen.

Weitere Versuche wurden nun auch in den großen Glaszylindern ähnlich den in Figur 1 Tafel II abgebildeten Versuchen ausgeführt. Es wurden runde Scheiben aus schwarzem Kartonpapier etagenförmig an einem mittleren Stabe befestigt, darunter ein Fruchtkörper von *Agaricus violaceus* aufgestellt und beides von einem Glaszylinder überdeckt. Die Photographie 5 auf Tafel II zeigt das Resultat dieses Versuches nach 4 Tagen an den auseinander genommenen und auf einer ebenen Fläche befestigten Kartonpapierscheiben. Das größte Blatt ist die Unterlage, auf welcher der Fruchtkörper aufgestellt war, die übrigen folgen der Reihe nach, wie sie von unten nach oben angeordnet waren. Das oberste Blättchen ist verhältnismäßig am meisten bestreut; auf den übrigen Scheiben ist die Bestreuung in viel schärfer begrenzten und unregelmäßigeren Linien erfolgt als in den Arbeitsräumen des Instituts am Licht. Es sind also auch im dunklen Raume Einwirkungen vorhanden resp. möglich, die noch erheblich wirksamer sind, als die einseitig einfallenden Lichtstrahlen.

Es soll nun zunächst untersucht werden, ob es in der Tat die einseitige Wirkung des Lichtes ist, welche die beschriebenen Erscheinungen hervorruft. Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit einem Fruchtkörper von *Agaricus violaceus* bei einseitiger Lichtwirkung unter einem Glaszylinder ausgeführt, der andauernd auf dem Klinostaten gedreht wurde (1 Dreh. in 2—4 Sek.), um die einseitige Einwirkung der Lichtstrahlen auszugleichen. Die Sporenbilder des Fruchtkörpers auf dem ruhenden Klinostaten gleichen den Bildern der Figur 1 auf Tafel III. Wurde nun die Papierunterlage erneut und der Klinostat in Bewegung gesetzt, so hatten nach einer oder nach mehreren Stunden die Bilder das Aussehen der Figuren 2 auf Tafel III, sie waren also ganz gleichmäßig bestreut und frei von Ausbreitungslinien. Wurde nun eine höhere Glocke verwendet und die Versuche in kleinerem Maßstabe so angeordnet wie in den Figuren 4 und 5 auf Tafel II, so zeigten nicht nur die Unterlage, sondern auch alle übrigen Blättchen des Raumes eine ganz gleichmäßige Bestreuung. Bei Ausschaltung des einseitig wirkenden Lichtes

ist also die Ausbreitung der Sporen im ganzen Raume eine sehr gleichmäßige und von bevorzugten Ausbreitungsrichtungen freie.

Die gleichen Resultate bei Verwendung des Klinostaten erhielt ich nun aber auch in demselben Dunkelzimmer, in welchem die Ausbreitung der Sporen noch unregelmäßiger erfolgte als im Lichte. Nach der bereits beschriebenen Lage dieses Zimmers nahm ich an, daß es die einseitige Wirkung der Wärme ist (Temperaturgefälle), welche in ähnlicher Art wie die Lichtstrahlen die Verbreitungsrichtung der Sporen im Raume beeinflußt hat. Wird der Raum gedreht, dann wird auch ihre einseitige Wirkung aufgehoben, die Ausbreitung ist dann wieder eine gleichmäßige.

Eine weitere Prüfung erstreckte sich auf die Frage, ob die verschiedenen Lichtformen dieselbe Einwirkung besitzen, wie das zusammengesetzte weiße Licht. In dem Lichtkasten mit einseitig monochromatischem Licht wurden ungefähr gleich große Fruchtkörper des *A. nebularis* vier Tage lang der einseitigen Bestrahlung durch rotes, gelbes, violettes und farbloses Licht ausgesetzt. Es zeigte sich, daß im weißen, roten und gelben Licht die Blättchen in gleicher Art mit Linien in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen bestreut wurden. In violettem Licht waren die Linien weniger deutlich, doch sind die Resultate nicht eindeutig genug, um hieraus weitere Schlüsse abzuleiten.

Die Versuche dieses Abschnittes ergeben, daß es das Licht und die Wärme ist, welche auf den Flächen des Raumes die charakteristischen im Sinne ihrer Einwirkungsrichtung verlaufenden Ausbreitungslinien der Basidiensporen veranlassen.

4. Über den Einfluß der Beschaffenheit der Flächen.

I. Der Einfluß der Lage der Flächen im Raume. Die bisherigen Versuche haben uns gezeigt, daß nur die Oberflächen der Körper von den Sporen der Basidiomyceten bestreut werden. Die Flächen können wagerecht oder auch geneigt sein; wenn sie aber der senkrechten Stellung sehr nahe kommen, dann ist ihre Bestreuung nur sehr gering, und in der senkrechten Stellung werden sie, sofern sie keine Unebenheiten darbieten, überhaupt nicht mehr bestreut. Die Flächen bilateral symmetrisch gebauter flacher Körper werden also in fast jeder freischwebenden Lage im Raume etwa immer zur Hälfte von den Sporen bestreut und zwar stets auf den nach oben gerichteten Seiten. Nebenläufig sei hier schon angeführt, daß die große parallele Reihe der Ascomyceten umgekehrt nur die Unterseite der Körper bewirft, sodaß sich die beiden höchsten Pilzklassen hierin ergänzen.

II. Der Einfluß der physikalischen Beschaffenheit der Oberfläche. Für diese Versuche wurden drei Papiersorten verwendet: Dünnes schwarzes Glanzpapier, dünnes schwarzes Papier mit rauher Oberfläche und ein 3 mm dickes schwarzes Kartonpapier mit glatter aber matter Oberfläche. Es wurden aus diesen Papiersorten Blättchen in quadratischer Form (7×7 cm)

geschnitten, auf 40 cm lange Holzstäbe gespießt und etagenförmig 3 cm von einander entfernt angeordnet. Die drei Etagen mit den verschiedenen Papiersorten wurden in gleichen Abständen unter eine entsprechend große Glasglocke gestellt und in der Mitte zwischen ihnen ein Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* aufgestellt. Das Resultat war, daß alle Blättchen ziemlich gleichmäßig von den Sporen bestreut waren, daß also weder die Beschaffenheit der Oberfläche noch die Dicke der Flächen einen merklichen Einfluß ausgeübt hat.

Weitere Versuche, in derselben Art angestellt, galten der Prüfung des Einflusses, den der Feuchtigkeitsgehalt der Papierblättchen ausübt, doch konnte hier ebensowenig ein positives Resultat erzielt werden.

Da die Farbe der Sporen ein konstantes Merkmal für die Unterscheidung der verschiedenen Hutpilze bildet, scheint es mir unzweifelhaft, daß sie ebenfalls einen ganz bestimmten biologischen Wert besitzt. Es war mir noch nicht möglich, die Agaricinieen mit den verschiedenen Sporenfarben einer vergleichenden Untersuchung zu unterziehen, doch habe ich bereits geprüft, ob die Farbe der Oberfläche einen Einfluß hat auf die Bestreuung der Fläche durch die weißen Sporen des *Agaricus nebularis* und *violaceus*. Die Versuche ordnete ich unter einer Glocke auf dem Klinostaten folgendermaßen an. An vier Holzstäbchen wurden viereckige Scheiben aus weißem, schwarzem, rotem und grünem Glanzpapier (auf entsprechend großen Pappscheiben) in gleichen Abständen befestigt und die vier Etagen in gleichen Zwischenräumen so aufgestellt, daß sie den Raum einer ebenso hohen wie breiten Glasglocke bis auf die zur Verbreitung nötigen Zwischenräume ausfüllten. In die Mitte zwischen die vier Etagen von verschiedener Farbe wurde ein kleiner Fruchtkörper von *A. nebularis* aufgestellt. Auch der Boden war entsprechend den vier verschiedenen Farben der Etagen mit vier gleich großen Quadraten des gleichfarbigen Papieres belegt. Der Klinostat, auf den die Glocke gestellt wurde, war jedesmal drei Tage in Tätigkeit, doch war kein Einfluß der verwendeten Farben auf die Bestreuung der Flächen zu konstatieren. Eine zweite Versuchsanordnung war die folgende: Es wurde ein viereckiger Glaskasten, wie er auf Seite 14 Abs. 1 beschrieben ist, in dem Dunkelzimmer des Instituts so aufgestellt, daß die schwachgestellte leuchtende Flamme eines Schwalbenschwanzgasbrenners ihre Licht- und Wärmestrahlen einseitig in schräger Richtung in den Glaskasten schickte und sowohl den Boden als auch eine in der Mitte aufgehängte Querwand gleichmäßig auf der ganzen Fläche bestrahlte. Die Bodenfläche wie die Querwand waren parallel zum einfallenden Licht mit verschiedenfarbigen gleichbreiten Papierstreifen belegt. (Rotes, gelbes, grünes, blaues, weißes, graues, schwarzes und Staniolpapier.) Die Querwand reichte an der dem Lichte zugewendeten Seite bis auf einen Abstand von 5 cm an die Glaswand heran, sodaß die Sporen sich bequem auf ihr verbreiten konnten. Der Versuch blieb acht Tage lang (10.—18. November) bei gleichmäßiger

ununterbrochener Beleuchtung aufgestellt. Das Resultat war auch hier ein negatives. Die Streifen waren in paralleler Richtung ziemlich gleichmäßig von den Sporen bedeckt, sowohl auf der Unterlage wie auch auf der Querwand. Ein Einfluß der Farbe konnte also bisher nicht konstatiert werden, doch werde ich diese Versuche fortsetzen, sobald mir geeignetes Material zur Verfügung steht.

Es bleibt somit für die Verbreitung der Pilzsporen eine reine Flächenwirkung bestehen, und zwar zeigen alle Versuche: je mehr bestreubare Flächen sich im Raum, der für die Verbreitung der Sporen zur Verfügung steht, darbieten, um so stärker werden sie verteilt, sodaß man den Satz aufstellen kann, daß in einem abgeschlossenen Raum die Verbreitung und Verteilung der Sporen der Basidiomyceten proportional ist der Größe der sich für die Bestreuung in geeigneter Lage darbietenden Oberflächen.

Ich habe mir nun die weitere Frage vorgelegt, inwieweit diese Flächenwirkung bei ungleichmäßiger Verteilung im Raum imstande ist, die Verbreitung der Pilzsporen im Raum zu beeinflussen. Es wurde in einem großen Glaszylinder einseitig eine Etage aus schwarzem Papier, die etwa den dritten Teil des Raumes einnahm, und in der Mitte des Raumes ein Fruchtkörper von *A. nebularis* aufgestellt. Beide Seiten des Zylinders, die flächenleere und die etagentragende, befanden sich in gleicher Richtung zum einfallenden Licht. Nach vier Tagen waren sämtliche Flächen dick bestreut, doch hatten die Sporen sich in dem verfügbaren Raum ganz ungleichmäßig ausgebreitet. Jede einzelne der Etagen war etwa ebenso stark bestreut wie die Unterlage auf der ganzen leeren Seite des Zylinders; es haben sich circa zehnmal so viel Sporen in dem mit Flächen besetzten Teile des Zylinders niedergelassen. Wir werden später die Ursache für diese Erscheinung kennen lernen, und da sie für die Ausbreitung der Sporen in der Natur von großer Bedeutung ist, soll hier noch einer weiteren Versuchsanordnung Erwähnung getan werden, die veranschaulicht, auf wie weite Entfernungen hin diese Flächenwirkung noch zu konstatieren ist. In dem großen 2 m hohen Kulturschrank, der auf Seite 11 Abs. 1 erwähnt ist, wurden auf einem Stativ zwei Fruchtkörper von *A. nebularis* 60 cm hoch mitten im Schranke aufgestellt. Oben von der Decke des Schrankes hing freischwebend eine an vier Holzstäben befestigte, aus sechs quadratischen schwarzen Kartonscheiben bestehende Etage herab. Die unterste Scheibe mit einer Oberfläche von 30 × 50 cm befand sich einen Meter hoch über den Hüten. Nach sieben Tagen waren alle sechs Scheiben gleichmäßig ungefähr ebenso stark von den Pilzsporen bedeckt, wie die den Boden des Schrankes bedeckenden Papierbogen. Die Sporen verbreiteten sich in dem großen Raume des Schrankes gleichsam nach den bestreubaren Flächen hin und zwar so regelmäßig, daß eine ganz gleichmäßige Bestreuung resultiert. Mit andern Worten: Auf weite Strecken hin vermögen die Sporen der Agaricineen sich selbsttätig bestreubare Körperflächen aufzusuchen und sich gleichmäßig auf ihnen zu verteilen.

Mit Rücksicht auf die eingangs geäußerte Möglichkeit, daß die Sporen vielleicht elektrisch geladen sein könnten, ist auch die Frage geprüft worden, ob die elektrische Leitfähigkeit der Oberfläche von Einfluß ist. Zur Ausführung des Versuches wurden quadratische Blättchen aus Staniol verwendet, die einmal isoliert, das andere Mal mit dem Erdboden verbunden aufgestellt wurden. Die isolierten Blättchen befanden sich auf gleichgroßen Pappscheiben, welche auf einer 40 cm langen Siegellackstange zentral etagenartig befestigt waren. Die verbundenen waren auf entsprechende Drahtscheiben aufgelegt, welche in gleicher Art auf einem blanken Eisenstativ befestigt waren. Das Eisenstativ war durch einen Draht mit einem Hahn der Wasserleitung verbunden. Zwischen beide Stative wurde ein Fruchtkörper von *Pleurotus salignus* aufgestellt. Darüber kam die Glasglocke, welche mit dunklem Papier überzogen war. Nach fünf Tagen waren die Blättchen gleichmäßig dicht bestreut, und es wird hieraus geschlossen, daß die elektrische Leitfähigkeit der Oberfläche auf die Bestreuung durch die Pilzsporen ebenfalls ohne Einfluß ist.

Die Resultate dieses Abschnittes sind die folgenden:

1. Nur die Oberfläche der Körper kann von den Basidiomycetensporen bestreut werden und zwar in allen Neigungen bis in die Nähe der senkrechten Lage.

2. Je mehr solcher Flächen sich in einem geschlossenen Raum für die Bestreuung darbieten, um so größer ist die Verteilung der Sporen und um so geringer die Dichtigkeit der Bestreuung auf der Flächeneinheit.

3. Da sich die Sporen in dieser Art auch auf weiter entfernten Flächen niederlassen, erreichen und bestreuen sie in der Natur auf weite Strecken hin ihre Substrate.

4. Die Qualität und Quantität der flächenbildenden Substanz, ebenso die physikalische Beschaffenheit der Oberfläche, haben keinen bemerkenswerten Einfluß auf die Bestreuung.

5. Die Sporenverbreitung der Hutpilze in zeitlicher Folge.

Es soll nun weiter untersucht werden, ob die Verbreitung der Sporen, wie wir sie vorher kennen gelernt haben, eine während der ganzen Lebensdauer des zur Sporenreife entwickelten Pilzes kontinuierlich und gleichmäßig andauernde, oder eine mehr oder weniger periodisch verlaufende ist. Mir standen für diese Untersuchungen in der vorgerückten Jahreszeit nur noch Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* und *Agaricus violaceus* zur Verfügung. Ich habe wohl ausgebildete Fruchtkörper dieses Pilzes unter einer Glocke (15 cm im Durchmesser und 25 cm hoch) auf einer Unterlage von schwarzem Papier bei sehr zerstreutem Licht aufgestellt und die Unterlage alle Stunden am Tage und in der Nacht gewechselt, bis die Pilze zusammenfielen. Die Zeit von einer Stunde genügte für die Bildung so reicher Sporenmengen, daß auf der Unterlage eine deutliche Zeichnung sichtbar wurde. Die

Photographie 1 auf Tafel III zeigt die schönen Sporenbilder, wie sie in stündlicher Folge nach einander erhalten wurden. Die Versuche ergaben, daß die Ausstreuung der Sporen eine kontinuierliche ist und sowohl am Tage als auch in der Nacht während der ganzen Sporenreife ununterbrochen stattfindet. Die Photographien (Verkl. 1 : 10) zeigen auch, daß die Menge der abgeworfenen Sporen in der Zeiteinheit eine ziemlich gleichmäßige ist, daß also die Ausstreuung sehr gleichmäßig und ununterbrochen erfolgt, und daß die Sporen sich in kleinen Räumen schnell auf den Flächen absetzen und sich nicht lange in der Schwebe erhalten[1]). Nach den Bildern zu urteilen, ist es somit sehr wahrscheinlich, daß bei gleichmäßiger Temperatur die Intensität des Sporenwerfens, sobald sie mit der völligen Ausbreitung des Hutes ein Maximum erreicht hat, tagelang eine gleiche bleibt, bis sie mit dem Zusammenfallen des Hutes ein ziemlich plötzliches Ende erreicht. Immerhin ist es möglich, daß während dieser Dauer des Sporenwerfens mehrere unbedeutende Perioden intensivster Tätigkeit bestehen und daß sich die verschiedenen Pilze verschieden verhalten, doch läßt sich dies schwer feststellen, weil als genaueres Maß für die Intensität des Sporenwerfens Sporenzählungen in Räumen mit ganz konstanter Temperatur erforderlich sind. Einen zeitweisen Stillstand in der Sporenausstreuung gibt es bei den Hutpilzen im Gegensatz zu den Ascomyceten jedenfalls nicht.

6. Der Einfluß der räumlichen Lagerung der Basidien auf die Ausbreitung der von ihnen gebildeten Sporen.

Bei den bisher beschriebenen Versuchen wurden die gestielten Fruchtkörper der verschiedenen Pilze immer so aufgestellt, wie wir sie in der Natur finden und dadurch die natürliche Lage der Basidien unverändert beibehalten. Es fragt sich nun, wie die Sporenverbreitung bei veränderter Lage der Basidien erfolgt. Es ist hierbei zu unterscheiden zwischen der Abstoßung der Sporen und ihrer weiteren Verbreitung im Raume. Die Fragen, die wir beantworten müssen, sind somit folgende:

1. Können die Basidien ihre Sporen immer nur in einer ganz bestimmten Lage abstoßen und ist hierzu insbesondere ein bestimmter Schwerkraftsreiz erforderlich?

2. Hat die räumliche Stellung der Basidien einen Einfluß auf die weitere Verbreitung der Sporen?

Für diese Versuche eigneten sich am besten die größten Fruchtkörper der Blätterpilze, weil hier die Basidien an den Lamellen in ebenen glatten Flächen in gleicher Lage nebeneinander angeordnet sind, und weil man die

[1]) Wurde der Pilz aus der Glocke schnell entfernt und Objektgläser auf die Unterlage gelegt, dann waren nur vereinzelte Sporen, die sich im Verbreitungsraume vielleicht noch in der Schwebe befunden haben, mikroskopisch auf ihnen nachweisbar.

Lamellen lostrennen kann und mit ihrer Hilfe einer großen Zahl gleichgestellter Basidien gleichzeitig jede mögliche Stellung im Raume erteilen kann. Die ersten Versuche wurden mit den in natürlicher Anordnung befindlichen Lamellen, also mit unversehrten *Agaricus*fruchtkörpern selbst ausgeführt.

Die Hutpilze, die auf der Erde oder auf der Oberfläche anderer fester Körper wachsen, besitzen einen Stiel, dessen Länge bei allen Formen nur geringe Differenzen aufweist. Die Lamellen und mit ihnen die Basidien erhalten durch ihn immer eine bestimmte erhöhte Lage über die darunter befindlichen festen Flächen. (Energie der Lage.) Eine Veränderung der Lage der Basidien ist deshalb in erster Reihe durch Verkürzungen des Stieles möglich. Wenn man den Stiel vollständig entfernt und den betreffenden Hutpilz direkt auf eine Unterlage von Papier legt, dann erhält man die bekannten Sporenbilder, die einen genauen Abdruck des Verlaufes der Lamellen oder der Röhren abzeichnen. Wenn man einen Röhrenpilz mit weiten Porenöffnungen für diese Bilder — Figur 3 der Tafel III — verwendet, z. B. den *Polyporus squamosus*, dann kann man an dem Sporenabdruck jeder einzelnen Röhre mit der Lupe einen äußeren Wall von aufgetürmten Sporen und einen inneren Hof aus einer dünnen Sporenschicht wahrnehmen: Die Sporen müssen also senkrecht von den Sterigmen heruntergefallen sein. Da nun aber bei einer bestimmten Entfernung von der Unterlage keine einzige Spore mehr senkrecht herunterfällt, — Figur 4 Tafel II — so muß ein Einfluß bestehen, den die Entfernung der Lamellen von der festen Unterlage ausübt. Für die Prüfung dieser Frage wurde ein größerer Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* in zehn gleiche Segmente gestellt und dieselben auf der Unterseite grade geschnitten, sodaß die Lamellen eine möglichst ebene Fläche bildeten. Mitten durch das Segment wurde als Stiel eine größere Stecknadel hindurchgeführt, mit deren Hilfe der neu gebildete kleine Pilz auf einer Unterlage befestigt werden konnte. Auf der Stecknadel sind nun die Segmente verschiebbar, und man kann sie vom Boden beliebig weit entfernen. Zu diesem Zwecke wurden Objektgläser von 1 mm Dicke unter die Segmente gelegt, und nachdem die Lamellen bis auf die Oberfläche der Gläser vorsichtig herabgeschoben waren, hervorgezogen. Auf diese Weise wurden die Segmente in Entfernungen von genau 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8 etc. mm von der Unterlage in wagerechter Lage befestigt. Die Segmente wurden natürlich mit Glasglocken bedeckt. Es zeigte sich nun, daß bis zu einer Entfernung von 3 mm die Zeichnungen auf dem Papier noch etwa die gleichen sind wie bei direkter Auflage der Lamellen. Auch diese Tatsache beweist, daß die Sporen, nachdem sie von den Basidien abgestoßen sind, eine gewisse Strecke lang senkrecht herunterfallen. Es ist dies auch eigentlich selbstverständlich, weil es sonst undenkbar ist, wie die Sporen aus den engen, langen Röhren oder aus den Spalten zwischen den Lamellen herausgelangen sollten. Würden die Sporen von den Basidien etwa wie durch die Kraft

elastischer Bänder abgeschleudert, dann könnten sie doch nur an die gegenüberliegende Hymeniumschicht geworfen werden. Die Basidien mit ihren zarten Sporenträgern würden sich gegenseitig bombardieren. Ein Abwerfen durch das gleichzeitige Ausplatzen der Basidien findet nur bei den *Coprinus*-arten statt, bei denen sich die Lamellen aber aufspalten und die Basidien im Momente des Aufplatzens frei nach außen stellen, dadurch den angeworfenen Sporen den Weg nach außen frei machend, wie dies von Brefeld beschrieben wurde. Wenn man die Segmente des *Agaricus nebularis* nun aber weiter von der Unterlage entfernt, so beginnt das Bild der Lamellen sich allmählich zu verwischen. Dies zeigen die Bilder der Figur 4 auf Tafel III. Das erste der sechs Bilder zeigt nur am Rande verwischte Stellen, woselbst die Sporen der äußersten freigelegten Lamellenseite aus größerer Entfernung herunterfallen. Bei 4 mm Entfernung ist die ganze Zeichnung undeutlich, bei 5 mm (3. Bild) kann man das Bild der Lamellen nicht mehr erkennen und die Sporen verbreiten sich seitlich über dasselbe hinaus. Bei 6 und 7 mm ist die Ausbreitung eine entsprechend verstärkte, und bei 13 mm (6. Bild) sind die Sporen nicht bloß über die ganze Fläche, soweit die Glocke reichte, sondern auch schon auf der Oberfläche des Segmentes, welches oberhalb mit einer schwarzen Papierscheibe bedeckt war, zu sehen[1]). Mit ähnlichem Erfolge wurden auch Versuche mit den ganzen Hüten des *Agaricus polygrammus* Bull. wiederholt, deren Stiel entsprechend verkürzt, resp. durch eine Stecknadel ersetzt wurde. Schließlich wurden auch Versuche mit Segmenten eines Polyporeen-Fruchtkörpers (*P. squamosus*) ausgeführt, deren Resultat die Figur 3 der Tafel III so deutlich wiedergibt, daß ich hierüber nichts weiter auszusagen brauche. Aus allen Versuchen geht hervor, daß die Basidiensporen mindestens einen 1 cm hohen Luftraum unter ihren Hüten vorfinden müssen, wenn alle Sporen aus ihrer senkrechten Fallrichtung mehr oder weniger abgelenkt und weiter verbreitet werden sollen. Für eine vollständige Verbreitung der Sporen, sodaß sie überhaupt nicht mehr unter den eignen Hut fallen, wie dies z. B. die Bilder der Tafeln I, II, III zeigen, ist ein Stiel von mehreren Zentimetern erforderlich, wie ihn ja auch die meisten Pilze natürlich besitzen. Dies erklärt die Notwendigkeit des Stieles bei allen auf horizontalen Flächen wachsenden Hutpilzen.

Es gibt einzelne Hutpilze, welche einen bedeutend längeren Stiel ausbilden können, der sich dann aber zum Teil wurzelartig in die Erde fortsetzt. Die Figur 5 auf Tafel IV zeigt einen solchen Fruchtkörper von *Mycena galericulatus* Scop., welcher, in einem morschen Baumstamme wachsend, einen über 40 cm langen unterirdischen Stiel gebildet hatte. Der oberirdische Stiel

[1]) Bei Besichtigung von Sporenbildern in dem Herbarium von Herpell erkennt man sogleich, ob der Pilz dem Papier dicht auflag, oder ob er mehr oder weniger davon entfernt war. So sieht man z. B. bei dem Sporenbilde von *Gomphidius glutinosus*, daß die Lamellen an einem trichterförmigen Hut vom Stielansatze nach oben verlaufen, weil sich mit der Entfernung von der Unterlage das Bild der Lamellen immer mehr verwischt.

besitzt nur die normale Länge von 7 cm, wie sie für die Sporenverbreitung erforderlich ist. Bei diesem Pilze hat der Stiel eine doppelte Funktion, zunächst muß er die Fruchtkörperanlage an die Oberfläche bringen und zu diesem Zwecke ist sein Längenwachstum ein unbeschränktes, dann muß er den ausgebildeten Hut über die Oberfläche emporheben und nun ist sein Wachstum stets ein begrenztes. Die an horizontalen Flächen wachsenden Hutpilze bedürfen keines Stieles, und wir finden ihn hier auch allgemein in reduzierter Ausbildung.

Es handelt sich nun weiter darum, die Sporenverbreitung bei veränderter Stellung der Lamellen im Raum zu studieren und zwar zunächst ohne ihre Anordnung am Hute zu verändern. Zu diesem Zwecke wurden drei regelmäßig gebildete Hüte von *Agaricus nebularis* in verschiedenen Richtungen unter je eine Glasglocke gestellt, in welchen sich außerdem je eine Papieretage befand. Ein Hut wurde in natürlicher Stellung auf 8 cm langem Stiele, ein zweiter in umgekehrter Lage mit nach oben gerichteten Lamellen und ein dritter Pilz, ebenfalls mit Hilfe eines Holzstabes 3 ½ cm vom Boden entfernt, in vertikaler Richtung aufgestellt. Nur der normal gestellte Hut verbreitete seine Sporen in den Raum. Beim vertikal gestellten waren infolge der nicht ganz regelmäßigen Hutbildung am Boden nur einige kaum sichtbare Verbreitungslinien vorhanden, während der umgekehrt gelagerte keine einzige Spore verbreitet hatte.

In einer weiteren Versuchsreihe wurden vier Hüte in derselben Art mit Hilfe von Holzstielen so aufgestellt, daß in vier zwischen der senkrechten und wagerechten Lage des Hutes gelegenen, etwa gleichweit von einander entfernten Ebenen die noch möglichen Aufstellungen des Hutes im Raume erschöpft waren. Die Versuche zeigten, daß die in gleichen Zeiträumen erfolgende Sporenverbreitung der gleich beschaffenen Hüte in dem Maße zunimmt, wie die Hüte sich der wagerechten Stellung näherten. Die mikroskopische Untersuchung solcher Fruchtkörper, welche in umgekehrter Lage keine oder in anderen Aufstellungen nur wenige Sporen verbreitet hatten, ergab, daß sich am Grunde zwischen den Lamellen abgefallene Sporen in großen Mengen angehäuft hatten, daß die Sporen also von den Basidien abgefallen, aber an ihrer weiteren Verbreitung verhindert waren, offenbar weil ihnen ein freier Fallraum nicht zur Verfügung stand. Wenn dies zutrifft, dann müßten die Sporen sich in der normalen Art verbreiten können, wenn ihr Austritt auf der entgegengesetzten Seite, dort, wo die Lamellen dem Hute angeheftet sind, ermöglicht wird. Dies läßt sich ausführen, wenn man in noch festen, jüngeren Fruchtkörpern des *Agaricus nebularis* oder *violaceus* die über den Lamellen befindlichen Parenchymschichten abträgt und die Lamellen dann mit einem scharfen Messer vorsichtig aufschneidet, doch so, daß sie mit dem Stiel und mit den Rändern in Zusammenhang bleiben. Wurde ein so präparierter Hut mit der aufgeschnittenen Seite auf eine Unterlage von schwarzem Papier gelegt, so war nach kurzer Zeit schon das entsprechende Lamellenbild ebenso aufgezeichnet, wie bei normaler Auf-

lage des Hutes. Wurde er darauf in umgekehrter Lage auf einem 5 cm hohen Holzstiel zentral befestigt und auf der nach oben gekehrten normalen Lamellenseite mit einer schwarzen Papierscheibe bedeckt, dann verbreitete dieser Hut seine Sporen ebenso in den Raum wie in normaler Aufstellung. Einen solchen Versuch zeigt die Abbildung 8 auf Tafel III, an der wir erkennen, wie besonders die über die Lamellen gebreitete Papierscheibe von den Sporen bestreut wurde.

Für die weiteren Versuche wurden die Lamellen aus ihrem Verbande vollständig getrennt. Hierzu eigneten sich besonders jüngere und feste Exemplare des *Agaricus violaceus*.

1. Zunächst wurden die Lamellen mit einer flachen Hymeniumseite direkt auf schwarzes Papier gelegt oder durch untergelegte Bindfäden von verschiedener Stärke ein wenig erhöht aufgelegt. Die senkrecht abfallenden Sporen zeichneten dann in allen Fällen das Bild der flachen Lamelle auf die Unterlage, eine Sporenverbreitung findet nicht statt.

2. Die flach gelegten Lamellen wurden auf ausgespannte Bindfäden gelegt, die weiter als 1 cm von der Unterlage entfernt sind. Die Sporen der Unterseite verbreiteten sich in den umgebenden Raum. Diese Versuchsanordnung zeigt die Abbildung 7 auf Tafel III, wo die Lamellen von *A. violaceus* ihre Sporen in der beschriebenen Anordnung (2 cm hoch) sowohl auf die Unterlage als auch auf die 4 Blättchen einer darüber befindlichen Etage verbreitet haben.

3. Schließlich wurden die Lamellen in der Längsrichtung freischwebend aufgehängt, indem sie einseitig auf einem Faden aufgezogen und an diesem zwischen zwei Stativen, die gleichzeitig eine Papieretage trugen, befestigt wurden, wie dies Figur 6 auf Tafel III veranschaulicht. Wir sehen, daß auch bei dieser Versuchsanordnung, die den abfallenden Sporen einen freien Fallraum darbietet, eine Verbreitung der Sporen in den Raum stattfindet.

Es blieb nun noch zu untersuchen, ob eine geotropische Reizwirkung überhaupt für das Abwerfen der Basidiensporen eine Rolle spielt. Die Versuche wurden mit Hilfe des Klinostaten ausgeführt.

1. An die horizontal gelegte Achse eines Klinostaten wurde ein Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* parallel seiner Oberfläche befestigt. Die Drehung des Hutes geschah in einem entsprechend großen Glaszylinder, der horizontal gelegt, mit schwarzem Papier ausgekleidet und außerdem mit einer Etage aus schwarzem Papier beschickt war. An der offenen Seite wurde der Zylinder mit starkem Papier umbunden und die Achse des Klinostaten durch ein mittleres Loch des Papieres hindurchgeführt. Ein so gestellter Hut verbreitete während mehrtägiger Drehung seine Sporen ungehindert in den umgebenden Raum, natürlich in geringeren Mengen, da sie während eines Teiles der Drehung beim senkrechten Abfallen in den Hut gelangen.

2. An der Achse des Klinostaten wurde bei sonst gleicher Versuchsanordnung ein rundes Holzplättchen von der Größe eines Fruchtkörpers von

A. nebularis einmal kreiselartig in zentraler Durchbohrung, das andere Mal spatelartig längs seiner Fläche befestigt. Die Fläche des Brettchens wurde beiderseitig mit feuchtem Fließpapier belegt, auf welchem einzelne Lamellen des *A. nebularis* flach aufgelegt und dicht nebeneinander mit Zwirn befestigt waren, auch der Zylinder wurde feucht gehalten, um das Eintrocknen der Lamellen zu verhindern. Nach mehrtägiger Versuchsdauer waren die Sporen in dem ganzen Raum ebenso verbreitet, wie in den entsprechenden Kontrollversuchen ohne Drehung, sie waren sowohl auf den Boden des Zylinders, wie auch auf die Etage gelangt, welche seitlich von dem Brettchen aufgestellt war.

Aus den Resultaten der Versuche dieses Abschnittes können wir folgende Sätze ableiten:

1. Die Abstoßung der Sporen von ihren Basidien erfolgt aktiv [1]) in jeder Lage unabhängig von Licht- und Schwerkraftsreizen, sobald dieselben reif geworden sind.

2. Gleich nach dieser Abstoßung unterliegen sie der Einwirkung der Schwerkraft, derzufolge sie eine kurze Strecke senkrecht herunterfallen und so aus dem Röhren- resp. Lamellensystem herausgelangen. In diesem Augenblick aufgefangen, bilden sie in ihrer Anhäufung die bekannten Sporenbilder, und da diese von fast allen Hutpilzen bekannt geworden sind, ist bewiesen, daß die Sätze für alle typischen Formen der Basidiomyceten zutreffen.

3. Erst in einem unter den Hymenophorensystemen befindlichen genügend hohen Luftraum verlassen die fallenden Sporen ihre senkrechte Fallrichtung, um sich seitlich in den umgebenden Raum zu verbreiten.

4. Die Sporenverbreitung erfolgt demnach in allen Fällen, in denen die Lagerung der Basidien im Raum den senkrecht abfallenden Sporen den Eintritt in einen freien Fallraum von bestimmter Höhe ermöglicht.

Wärmebildung als die Ursache der selbsttätigen Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten.

Es bleibt uns somit die Frage zu lösen, welche Kräfte es sind, die die in den Luftraum fallenden Sporen verbreiten können. Wir haben bereits gesehen, daß den Sporen von den Basidien keine anderen Kräfte erteilt werden als diejenigen, welche zur Loslösung von dem Sterigma erforderlich waren, oder die höchstens zu einer kurzen Vorwärtsbewegung in der Richtung des Sterigmas ausreichen, und insofern dies der Fall ist,

[1]) Ein großer Fruchtkörper von *A. nebularis* unter einer Glocke mit Chloroformdämpfen aufgestellt, läßt keine Sporen mehr abfallen. Dies beweist, daß dieselben nicht infolge ihrer Schwere einfach abfallen, sondern daß sie mit aktiver Kraft abgestoßen werden.

kann es berechtigt sein, von einem Abwerfen resp. Abstoßen der Basidiensporen zu reden. Auch die mikroskopische Beobachtung, soweit sie möglich ist, gestattet keine andere Wahrnehmung als die, daß die Sporen bei der Reife von dem Sterigma plötzlich ruckartig abfallen. Wenn nun keine weiteren Kräfte vorhanden wären, welche nach dem Abstoßen der Sporen zur Wirkung gelangen, dann müßten sie in den zu den Versuchen benützten Räumen, in welchen die äußeren Luftströmungen vollständig abgeschlossen waren, ganz unabhängig von der Fallhöhe bis auf den Boden senkrecht herunterfallen. Zur Erklärung der Sporenverbreitung müssen wir deshalb die Einwirkung neuer Kräfte in Anspruch nehmen, welche erst in dem Augenblick einwirken, in dem die Sporen aus dem Bereich der Hymenophore in die darunter befindlichen Luftschichten gelangt sind. Die hier in Frage kommenden Kräfte können entweder in den Sporen selbst oder von außen her wirksam sein. In den Sporen selbst können als wirksame Kräfte gedacht werden etwa das Auftreten von leichten Gasen, welche das Emportragen herbeiführen. Solche Gasausscheidungen sind aber noch niemals beobachtet worden, und sie würden die Erscheinungen der Sporenverbreitung auch nicht erklären können. Auch die Annahme elektrischer Ladungen[1]) in den Sporen ist bereits erörtert und verneint worden.

Es blieben somit zur Erklärung dieser Erscheinung nur noch äußere Kräfte bestehen, welche in dem Augenblick einwirken, wenn die Sporen in den besprochenen Fallraum hineingelangen. Wer den Versuchen im Verlaufe der vorhergegangenen Besprechungen aufmerksam gefolgt ist, wird durch sein eigenes Urteil dahin gelangt sein, daß alle Erscheinungen noch am besten durch Luftströmungen zu erklären sind, und ich wüßte keine andere Kraft, die noch herangezogen werden könnte. Wenn somit nur die Luftströmungen für die Erklärung der Sporenverbreitung übrig bleiben, dann entstehen zwei weitere Fragen:

1. Ob und wie starke Luftströmungen imstande sind, die Sporen mitzuführen?

2. Wie solche Luftströmungen im Innern der geschlossenen Zylinder entstehen können?

Für die Entscheidung der ersteren Frage stellte ich nun Versuche in folgender Art an: Einen sporenwerfenden Hut von *Agaricus nebularis* brachte ich unter eine Glasglocke, die durch einen seitlichen Tubus mit einer Saugpumpe in Verbindung gebracht wurde. Es zeigte sich nun, daß ein Luftstrom, der so gering ist, daß man ihn an einem engen Rohr mit den Lippen kaum wahrzunehmen vermag, die von dem Hute gebildeten Sporen mitzuführen vermag. Sie gingen durch enge Verbindungsröhren hindurch in ein zweites Gefäß, das an die erste Glocke angeschlossen wurde,

[1]) Ein unter den sporenwerfenden Hutpilz gestelltes empfindliches Elektroskop, dessen Platte von den Sporen beworfen wurde, zeigte keine Bewegung der Goldblättchen an.

schlugen sich hier in gleichmäßiger Schicht auf dem Boden nieder und wurden sogar noch in ein drittes und viertes Gefäß in kleineren Mengen mitgeführt, welche in gleicher Weise an das zweite angeschlossen wurden. Die Seite des Zylinders, welche dem Luftstrom entgegengesetzt ist, blieb vollständig frei von den Sporen und sie verteilten sich alle in die Richtung des Luftstromes. Diese Feststellungen genügten zunächst dafür, daß ein geringer Luftstrom imstande ist, die Sporen auf weite Strecken, selbst durch enge Kanäle mitzuführen.

Wir kommen nun zu der anderen Frage, ob solche Luftströmungen in unseren Versuchen vorhanden sind und wie sie entstehen können?

Eine dauernde Luftbewegung kann hier am einfachsten dadurch verursacht werden, daß die Luft an den Stellen der Sporenverbreitung fortdauernd erwärmt wird und infolgedessen ein stetiges Emporsteigen der erwärmten und Nachströmen der kälteren Luft — also eine fortdauernde Luftbewegung — erzeugt wird. Eine solche Erwärmung an den Stellen der Sporenverbreitung kann aber nur von dem Fruchtkörper selbst herbeigeführt werden, und so kommen wir zu der Frage, ob etwa die großen Fruchtkörper der Basidiomyceten selbst die Wärme bilden, welche zur Verbreitung ihrer Sporen notwendig ist?

Nur in ganz vereinzelten Fällen sind erhebliche Temperaturerhöhungen an ausgewachsenen Pflanzen konstatiert worden, z. B. in den Blütenständen höherer Pflanzen (Araceen), bei denen die erzeugte Wärme offenbar zur Anlockung der Insekten dient, also eine ganz bestimmte biologische Bedeutung besitzt. Dutrochet[1]), dem wir eingehende Arbeiten über die Temperaturerhöhungen bei den Pflanzen verdanken, hat nun auch zuerst die Eigenwärme der Pilze festgestellt. D. hat die thermoelektrische Methode benutzt, indem er die Lötstellen von Kupfer- und Eisendraht in Form von Nadeln in den Scheitelpunkt des Stieles der Pilze einsenkte, die eine in den lebenden, die andere in den getöteten Pilz. Bei dem *Boletus aereus* erreichte die Temperaturerhöhung des lebenden Pilzes (über den getöteten Pilz) im Laufe eines Tages 0,45°. Dutrochet sagt hierüber folgendes: „Die vitale Wärme von beinahe einem halben Grade Celsius, die der *Boletus aereus* mir gegeben hat, ist die höchste Eigenwärme, die ich auf vegetabilischem Gebiet angetroffen habe, mit Ausnahme der weit beträchtlicheren Wärme, die der Kolben des *Arum* während seiner Blüte bildet.“ Dutrochet glaubt, daß diese Erwärmung bei dem Pilz in Perioden erfolgt, er hat dies aber nicht feststellen können.

Im Jahre 1903 standen mir für meine diesbezüglichen Prüfungen in der vorgerückten Jahreszeit nur noch wenige Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* zur Verfügung, an denen ich aber mit dem Thermometer eine höhere Temperatur nicht nachweisen konnte. Brachte ich die Hüte jedoch mit abgeschnittenem Stiele in normaler Lage übereinandergelegt in einen ent-

---

[1]) Dutrochet 1840. Annales sc. nat. II, 13, S. 84.

sprechend großen, mit einem durchbohrten Deckel versehenen Glaszylinder, den ich allseitig zur Wärmeisolation mit dicken Watteschichten umgab und dann nochmals in ein entsprechend größeres Glasgefäß einsetzte, dann zeigte das eingeführte Thermometer schon nach kurzer Zeit eine Temperaturerhöhung von 3° Celsius an, die lange Zeit konstant blieb. Genauere Versuche habe ich erst in diesem Jahre ausführen können und zwar mit den Fruchtkörpern von *Polyporus squamosus*. Die Röhrenschicht dieses Pilzes läßt sich als zusammenhängende Lamelle mit einem scharfen Messer lostrennen und ist so widerstandsfähig gebaut, daß die Gewebe durch leichte Quetschungen etc., wie sie bei den Versuchen unvermeidlich sind, nicht zerstört werden[1], sodaß man damit operieren kann. Dieser Pilz trat an einer Kastanie im botanischen Garten in mehreren großen Exemplaren auf, als ich gerade einige freie Tage hintereinander für meine Untersuchung verwenden konnte. Die Untersuchungen begannen, als die Fruchtkörper ausgewachsen waren und ihre Sporenverbreitung begonnen hatten; nun wurden täglich Teile desselben Fruchtkörpers, soviel für die Untersuchung gerade erforderlich war, entnommen. Am 25. August wurden mit der abgetrennten und in Stücke zerschnittenen jungen Röhrenschicht die ersten Versuche angesetzt. Sie wurden locker in einen kleinen Glaszylinder (3½ breit und 6½ cm lang) gefüllt und letzterer mit einem Gummistopfen verschlossen, durch welchen ein Thermometer in das Röhrchen hineinführte. Die luftdicht geschlossene Röhre wurde von einer Watteschicht umgeben und in einen Dewarschen Glaszylinder[2]) von 6 cm lichter Weite und 15 cm Tiefe eingesenkt. Die Öffnung des Zylinders wurde rings um das Thermometer mit einem dichten Wattestopf verschlossen und das so beschickte Dewarsche Gefäß, abermals von dicken Watteschichten umgeben, in einen entsprechend größeren Glaszylinder eingesetzt. Auch von oben her wurden die Zylinder mit dicken Watteschichten bedeckt. In ganz gleicher Art wurde ein zweiter Versuch mit denselben Pilzstücken angesetzt, die aber vorher in heißem Wasser abgetötet wurden. Die folgende gekürzte Zusammenstellung zeigt den Ausgang des Versuches.

Am 25. 8. 1904			Außen-Temp.
um 5 Uhr nachm.	Temp. d. leb. Pilz. 22,7° C.,	d. toten Pilz. 22,0° C.,	20,5° C.
= 5½ =	= = = = = 22,6°	= = = = 21,8° =	= =
= 6 =	= = = = = 22,2°	= = = = 21,5° =	= =
= 9 =	= = = = = 20,8°	= = = = 20,3° =	19,0° =
= 10 =	= = = = = 20,4°	= = = = 19,9° =	= =
26. 8. um 9 Uhr morg. =	= = = 17,3°	= = = = 17,2° =	17,5° =

¹) Zerstörte Zellen stellen nicht bloß ihre Funktion ein, sie werden bei den Pilzen sogleich von Fäulnisbakterien befallen, die ihrerseits Wärmebildung verursachen und das Resultat unsicher machen. Aus demselben Grunde wurde nach allen Versuchen geprüft, ob die Pilzsubstanz noch unverändert ist.

²) Herr Privatdozent Dr. Cl. Schaefer hat mich zuerst auf diese Gefäße aufmerksam gemacht und mir auch in seiner liebenswürdigen Art die Benutzung eines Thermoelements im physikalischen Institut ermöglicht.

Wir sehen hieraus, daß der lebende Pilz beim Beginn des Versuches 1° wärmer war, als der tote Pilz, daß er aber allmählich dieselbe Temperatur annahm, wie dieser. Beim Öffnen des Glases zeigte sich, daß die lebenden turgescenten Pilzstücke unter reichlicher Wasserausscheidung abgestorben waren, offenbar infolge des völligen Luftabschlusses durch den Gummistopfen.

Am folgenden Tage wurden die Versuche mit der Röhrenschicht des entsprechend weiter entwickelten Fruchtkörpers wiederholt, doch wurde der Glaszylinder mit dem Pilze nur durch einen festen Wattestopfen verschlossen, der den Gasaustausch noch ermöglicht. Ein erster Versuch wurde wieder mit der Röhrenschicht, ein zweiter mit der zwischen Oberfläche und Röhrenschicht befindlichen Markschicht desselben Fruchtkörpers, ein dritter mit der in Wasser abgetöteten und auf Zimmertemperatur abgekühlten Röhrenschicht angestellt.

Am 26. 8. 1904 zeigte das Thermometer

	im leb. Hymen.	in der leb. Markschicht	im toten Pilz	in der Zimmerluft
um 5 Uhr nachm.	23,1° C.	21,1° C.	20,6° C.	19° C. (5–8 Uhr)
6 〃	24,3° 〃	21,2° 〃	20,6° 〃	
7 〃	25,4° 〃	21° 〃	20,3° 〃	
8 〃	26,3° 〃	20,8° 〃	20,1° 〃	
9 〃	27,3° 〃	20,6° 〃	19,8° 〃	18,8°
10 〃	27,8° 〃	20,3° 〃	19,5° 〃	18,5°
11 〃	28° 〃	20° 〃	19,2° 〃	18°
12 〃	28,2° 〃	19,8° 〃	19° 〃	18°
3 〃 nachts	27,9° 〃	19,3° 〃	18,3° 〃	17,5°
27. 8. 7 〃 früh	26,9° 〃	19,3° 〃	17,8° 〃	17,5°
9 〃	26,4° 〃	19,4° 〃	17,5° 〃	18°
10 〃	26,2° 〃	19,5° 〃	17,5° 〃	18,5°
11 〃	26° 〃	19,9° 〃	17,5° 〃	19°
1 〃 mittags	25,8° 〃	22,2° 〃	18° 〃	19,5°

	ist die Temp. d. leb. Hymen. um	(stündl. Zunahme)	die Temp. der leb. Marksch. um … höher als der tote Pilz
Um 5 Uhr	2,5°	(1,85°)	0,5°
6 〃	3,7°		
〃 7 〃	5,1°	(1,25°)	0,7°
〃 8 〃	6,2°		
9 〃	7,5°	(1,05°)	0,8°
〃 10 〃	8,3°		
〃 11 〃	8,8°	(0,45°)	0,8°
〃 12 〃	9,2°		
〃 3 〃	9,6°	(0,125°)	1,0°

Die Versuche zeigen, daß die Temperatur der lebenden Röhrenschicht gleich am Anfange des Versuches um 2,5 ° C, die des lebenden Parenchyms um 0,5 ° höher ist als die des toten Pilzes und daß sie bei der ausgezeichneten Wärmeisolation fortdauernd zunimmt, bis sie beim Hymenium einen Maximalwert von 9,6 °, bei der Markschicht von ca. 1 ° C. erreicht hat. Aus den Zahlen geht hervor, daß der Pilz fortdauernd Wärme produziert, die in dem Versuche die Temperatur stetig erhöht, bis sie endlich konstant wird. In den ersten zwei Stunden beträgt die durchschnittliche Wärmebildung 1,85 ° C., in den folgenden 1,25 ° C., darauf 1,05 ° C. und schließlich 0,45 ° und 0,125 °, erst nach zehn Stunden ist das Maximum erreicht. Die weiteren Zahlen sind nicht mehr vergleichbar, weil die Außentemperatur zu stark herunterging. Da der Wärmeverlust am Anfange des Versuches am geringsten ist, so entspricht die Temperaturerhöhung, die am Anfange des Versuches angezeigt wird, der wirklichen Wärmeproduktion des Pilzes am besten.

Die Messung der Temperaturen bei guter Isolation gibt ebensowenig einen genauen Aufschluß über die erhöhte Temperatur, die ein Körper wirklich konstant besitzt, wie bei schlechter Isolation. Während im letzteren Falle die Wärme sofort an die Umgebung abgegeben wird und für die Messung evtl. ganz verloren geht, wird bei sehr guter Isolation die gebildete Wärme zum Teil von der Pilzsubstanz selbst aufgenommen und infolgedessen ihre eigene Temperatur andauernd erhöht. Gelänge eine vollkommene Isolation, so würde eine gleichmäßig fortschreitende Temperaturerhöhung eintreten müssen, die ein genaues Maß für die erzeugte Wärme abgäbe. Die besten Isolationen, die wir kennen, vermögen aber eine Wärmeabgabe nach außen hin nicht zu verhindern, und diese ist um so größer, je höher die Temperatur gegenüber der Umgebung ansteigt. Es wird deshalb in solchen Versuchen eine fortdauernde Abnahme der Temperatursteigerung eintreten, bis schließlich der Augenblick gekommen ist, in dem die Wärmeabgabe der Wärmezunahme gleichkommt und das Thermometer ein konstantes Temperaturmaximum anzeigt.

Die Pilzfruchtkörper bilden die Wärme eben nicht zur Erhöhung ihrer eignen Temperatur, sondern zur Erwärmung der Luftschichten, die sich unter dem Hute befinden. Die Wärmeabgabe an die umgebende Luft ist aus diesem Grunde bei den Pilzen eine so vollkommene, daß es bei den meisten Formen nicht möglich ist, mit dem Thermometer eine Eigenwärme an der freien Luft nachzuweisen. Erst wenn wir die Wärmeabgabe nach außen durch mehr oder weniger gute Isolation verhindern, wird sie für das Thermometer nachweisbar. Die Messungen an der freien Luft, sei es mit Hilfe des Thermometers oder der elektrischen Methode, geben uns daher in keinem Falle einen genauen Aufschluß über die wirkliche Wärmebildung bei den Pilzen. Temperaturmessungen an der freien Luft haben überhaupt nur dann Wert, wenn es sich um Organe handelt, die eine bestimmte höhere Temperatur für ihre Lebensfunktionen besitzen müssen, und die des-

halb selbst Vorrichtungen besitzen, um die Temperatur je nach den Verhältnissen der Außenwelt, sei es durch Isolationsvorrichtungen, sei es durch veränderte Wärmeproduktion (oder Zufuhr), entsprechend regulieren zu können; hier messen wir eine Wärmeeinstellung, in unserem Falle aber handelt es sich um die Frage: Welche Wärmemengen gibt der Pilz in bestimmter Zeit an seine Umgebung ab, resp. wie groß ist die Quantität der in der Zeiteinheit für die Abgabe produzierten Wärme? Wir müssen also quantitative Wärmebestimmungen ausführen. Die diesbezüglichen Versuche wurden ebenfalls mit Hilfe der guten Isolation in einem Dewarschen Gefäß in ähnlicher Versuchsanordnung wie vorher ausgeführt. Zur Wärmemessung benützte ich eine gewogene Menge destillierten Wassers von bestimmter Temperatur. Zur Aufnahme des Wassers diente ein Reagensglas von 50 ccm Rauminhalt mit einem Gummistopfen verschlossen, durch welchen ein in 1/20 Grade geteiltes Thermometer bis etwa zur Mitte der Röhre eingeführt ist. Die Reagensröhre wurde mit der wärmebildenden Röhrenschicht direkt umhüllt, und beide hatten einen Umfang, daß sie in den Innenraum des Dewarschen Zylinders noch bequem eingesenkt werden konnten. Am 27. Oktober 1904 wurden zu gleicher Zeit drei Versuche angesetzt: Der eine mit 50 g der zusammenhängenden Röhrenschicht, der zweite ebenfalls mit 50 g einer zusammenhängenden Lamelle aus der direkt unter dem Hute befindlichen Markschicht, der dritte mit einer 50 g schweren abgetöteten quergeschnittenen Lamelle des Pilzes.

Temperaturzunahme von ca. 50 g Wasser

	durch 50 g lebende Röhrenschicht			durch 50 g lebende Markschicht	
	Zeit der Ablesung	Temperatur Celsius	Stündliche Temperaturzunahme	Temperatur Celsius	Stündliche Temperaturzunahme
Vor Beginn d. Versuchs	6,02	17,5			
	6,07	18,7	2,76		
	6,12	19,1		17,9	Vor Beginn d. Versuchs
	6,17	19,3		19,0	1,14
	6,27	19,6		19,1	
	6,45	20,2		19,1	
	7,05	20,4	0,95	19,1	0,32
	7,30	20,8		19,3	
	8,02	21,3		19,4	
	9,13	22,3	0,84	19,5	0,18
	11,25	23,7	0,64	20,0	
	12,03	24,2	0,63	20,2	0,17
	1,10	24,8		20,3	
	3,14	25,6	0,42	20,8	0,24
	7,41	27,0	0,32	21,3	0,11
	9,50	27,3	0,14	21,6	0,19
	11,02	27,4	0,08	21,7	0,06

Das Reagensglas für den Pilzröhrenversuch enthielt 51,195 g destilliertes Wasser, dasjenige für die Markschicht 49,39 g. Der offene Rand zwischen Reagensglas und Dewar'schem Gefäß wurde durch eine dichte Watteschicht verschlossen. Wurde jetzt das Reagensglas herausgehoben, so blieben die Pilzschichten in Zylinderform in dem Dewarschen Gefäß zurück, so daß das Reagensglas augenblicklich wieder in denselben eingesetzt werden konnte. Es wurde nun kurz vor Beginn des Versuches das Reagensglas an dem oberen Teile des Gummistopfens gefaßt, umgeschüttelt und die Temperatur des Thermometers abgelesen, dann wurde es sofort in die Pilzschichten eingesenkt; vor jeder späteren Ablesung wurde ebenfalls der ganze Versuch mehrmals umgedreht. Während der ganzen Versuchsdauer wurde die Außentemperatur in dem Versuchszimmer konstant gehalten, was bei dieser Jahreszeit mit Hilfe der Beleuchtungskörper leicht gelang, sie betrug dauernd 20° C.

Aus der Tabelle (S. 33) ist ersichtlich, daß die Temperatur des Wassers in den ersten 10—20 Minuten die stärkste Zunahme zeigt, offenbar weil die schon etwas höhere Temperatur der Pilzsubstanz außer der fortdauernden Wärmebildung mitwirkt. Von Stunde zu Stunde verringert sich die Temperaturzunahme, bis sie nach 13 Stunden annähernd konstant bleibt. Das Wasser hat alsdann eine gegen den Beginn des Versuches um 10° C. erhöhte Temperatur. Gegenüber dieser Wärmeerzeugung der Röhrenschicht ist diejenige der Markschicht eine so geringe, daß wir die Hymenophore als die Stätte der Wärmebildung ansprechen müssen [1]). Der tote Pilz bewirkte keine Temperaturerhöhung.

Am folgenden Tage wurde der Versuch mit dem entsprechend weiter entwickelten Hymenium desselben noch am Baume sitzenden Pilzes wiederholt, doch wurden nur 35 g der Röhrenschicht verwendet. Als tags darauf die Temperatur des Wassers wieder nach Erreichung einer um 10° höheren Temperatur konstant blieb, wurde auf das Hymenium nach Fortnahme des Watteringes ringsherum Chloroform getröpfelt, um die Lebenstätigkeit des Pilzes zu unterbrechen; darauf wurde das Gefäß sogleich wieder mit dem Wattestopfen möglichst dicht verschlossen. Nun wurde von Stunde zu Stunde die Temperatur abgelesen, bis das Thermometer auf die Temperatur der Umgebung zurückgegangen war. Die Zahlen des Versuches sind in der folgenden Tabelle (S. 35) verzeichnet.

Zur Prüfung des Isolationsvermögens einer solchen Versuchsanordnung mit Hilfe des Dewarschen Zylinders wurden die in einem Reagensglas enthaltenen 50 ccm Wasser von 27,4°, zu deren Abkühlung auf 21,5° in

[1]) Um Temperaturunterschiede in einem Fruchtkörper nachzuweisen, eignet sich am besten die thermoelektrische Methode, indem man die Nadeln an verschiedenen Stellen des Fruchtkörpers einsticht. Man kann auf diesem Wege leicht konstatieren, daß der Stiel besonders an der Basis kälter ist als die Markschicht und diese kälter als die Hymenophore, auch kann man verfolgen, wie der Ausschlag des Galvanometers größer wird, je mehr man sich von der äußersten Markschicht aus den Hymenophoren nähert.

Temperaturzunahme von ca. 50 g Wasser durch 35 g lebendes Hymenium			Temperaturabnahme von 50 g Wasser nach Abtötung desselben Hymeniums		
Zeit der Ablesung	Temperatur Celsius	Stündliche Temperaturzunahme	Zeit der Ablesung	Temperatur Celsius	Stündliche Temperaturabnahme
12,6 Mittags	19,2		10 Morg.	30,3	
12,18	19,8	3	11	29	1,3
1	21,2	2	12	27,2	1,8
3	24,5	1,65	1	26,2	1,0
4	25,5	1	3	25,2	0,5
5	26,5	} 0,75	5	24	} 0,45
6	27,0		6	23,5	
8	28,3	0,65	7	23,1	
10 Abds.	29,2	0,45	8	22,7	0,4
10,35	29,45	0,43	12 Abds.	21,5	0,3
2	30,1	0,18	9	20,1	0,15
8	30,3	0,03	10 Morg.	20,05	0,05
9 Vorm.	30,3	0			

unserem Versuche ca. 12 Stunden erforderlich waren (siehe Tabelle), in der Zimmerluft frei schwebend aufgehängt. Nach 25 Minuten war die Temperatur des Wassers in der Röhre auf 23,8°, nach 60 Minuten auf 21,4° gefallen. Der Wärmeverlust an der Luft war hier etwa zwölfmal so groß wie in der Versuchsanordnung im Dewarschen Gefäß unter den angegebenen Versuchsbedingungen.

Wir sehen, daß hier 35 g des um einen Tag älteren Hymeniums etwa dieselbe Temperaturerhöhung angezeigt haben als die 50 g des vorhergehenden Tages. Wenn wir von der etwas stärkeren Temperaturzunahme in den ersten zwölf Minuten absehen, hat der Pilz in der ersten Stunde, in der die Wärmeabgabe nach außen noch am geringsten ist, die Temperatur des Wassers um 2° erhöht, welche Zahl daher der wirklichen Wärmebildung wohl am meisten entspricht. In der zweiten Stunde beträgt die Zunahme nur noch 1,65°, in der vierten Stunde 1° usw., der Pilz hat in der Zeit von 12 Uhr mittags bis 10 Uhr abends, also in zehn Stunden, die Temperatur des Wassers um 10° erhöht. Wenn wir dagegen die Abnahme der entsprechend hohen Temperaturen vergleichen, die in der Zeit von 10 Uhr morgens bis 8 Uhr abends nach Abtötung des Pilzes erfolgt ist, dann sehen wir, daß das Wasser 7,6° C. abgegeben hat. Wir können hieraus schließen, daß bei unserer Versuchsanstellung das Hymenium während dieser Versuchszeit ungefähr ebensoviel Wärme nach außen verloren hat, wie es an das Wasser abgegeben hat[1]). Daß die Zahlen nicht genau

[1]) Wenn der Apparat 10 Stunden gebraucht, bevor die durch eine konstante Temperaturerhöhung bewirkte Wärmeabgabe so groß war, wie die empfangene Wärmemenge, dann muß er dieselbe Zeit gebrauchen, um die empfangene Wärme wieder abzugeben.

übereinstimmen, ist nicht zu verwundern, weil ja in dem lebenden Versuche das direkt an das Dewarsche Gefäß angrenzende Hymenium mehr Wärme nach außen abgab, als das im Reagensglas eingeschlossene Wasser beim Abkühlungsversuch, und weil die Abtötung durch das Chloroform nicht momentan und gleichmäßig erfolgt.

Wenn ich hiernach die ersten zehn Stunden des Versuches in der Zeit von 12 Uhr mittags bis 10 Uhr abends der folgenden Berechnung zugrunde lege, in welcher die Temperaturzunahme den verhältnismäßig höchsten Wert von 10° C. erreichte, so geschieht dies, weil ich überzeugt bin, daß in der freien Natur, wo der Zutritt des Sauerstoffs ungehindert stattfinden kann und kein Teil des Hymeniums durch die künstlichen Eingriffe leidet, die Wärmebildung eine noch erheblich höhere sein wird. Da der rückläufige Versuch anzeigt, daß in dieser Zeit etwa ebensoviel Wärme nach außen abgegeben wurde, so resultiert in 10 Stunden eine doppelt so große Wärmemenge, als sie das Thermometer anzeigt, d. i. eine Erwärmung von 49,39 g Wasser um 20° C. Die 35 g Pilzsubstanz wurden aber auch auf etwa dieselbe Temperatur erhöht wie das Wasser. Um diese Wärmemenge annähernd bestimmen zu können, habe ich den Wassergehalt der Röhrensubstanz desselben Pilzes bestimmt. Zu diesem Zwecke wurden 120 g derselben in kleine Stücke geschnitten, bei intensiver Sonnenbeleuchtung und hinterher im Wassertrockenschrank (6 Stunden lang) getrocknet. Die lufttrockne Substanz wog alsdann 15,2 g. In 35 g Röhrensubstanz sind hiernach 30,5 g Wasser enthalten, die ebenfalls um 10° erhöht wurden, wozu bei derselben Versuchsanordnung ebenfalls etwa die doppelte Wärmemenge erforderlich war. Die erzeugte Wärme läßt sich hiernach annähernd aus folgenden Ausdrücken berechnen:

35 g Röhrensubstanz erhöhen die Temperatur von	{	49,39 g	Wasser	um	20°	C	in	10	Stunden
		30,50 "	"	"	20°	"	"	10	"
35 " "		79,89 "	"	"	20°	"	"	10	"

35 g Röhrensubstanz liefern in 1 Stunde $\frac{79{,}89 \cdot 20}{10} = 159{,}78$ Cal.

1 g Röhrensubstanz liefert in 1 Stunde 4,565 Cal.

1 g lebende Röhrensubst. des *Polyp. squamos.* enthält 0,1266 g Trockensubst.

1 g Röhrentrockensubstanz des *Polyp. squamos.* liefert in 1 Stunde 36 Cal.

Ein weiterer Versuch wurde am 31. August 1904, also 5 Tage nach Beginn der Sporenverbreitung des *Polyporus* mit dem letzten Teile des Fruchtkörpers angestellt. Es wurden diesmal nur 15 g der Röhrenschicht verwendet. Kurz vor Beginn des Versuches hatte das Wasser (49,39 g) eine Temperatur von 20° C. Nach 15 Minuten war sie auf 21,3 gestiegen, blieb während der nächsten Stunde konstant, stieg in den folgenden vier Stunden auf 22,3, nach weiteren drei Stunden auf 23,3, um schließlich nach zwei Stunden mit 23,9° das Maximum zu erreichen. Es entspricht diese von 15 g Pilzsubstanz gelieferte Wärmemenge, die 49,39 g Wasser in zehn Stunden um 3,9° C. erhöht, ganz gut dem im vorigen Versuche

bei Verwendung von 35 g Pilzsubstanz in ebenso langer Zeit erzielten Resultat von 10° (berechnet 9,1°).

Auch in dem Versuch vom 26. August auf Seite 31 hat die Temperatur des Hymeniums nach 10 Stunden (um 3 Uhr Nachmittag) den höchsten Wert von 10° C. Steigerung über die Temperatur der Umgebung erlangt. Dieselbe Temperatursteigerung wurde auch erreicht, als ich den Versuch am 29. August 1904 mit der entsprechend älteren Röhrenschicht in etwas anderer Art wiederholte. Das Dewarsche Gefäß wurde direkt mit der in Würfel geschnittenen Röhrenschicht angefüllt (105 g), mit einem dichten Wattestopfen verschlossen und das ganze Gefäß wie früher in Watte eingepackt. Das in die Röhrenschicht eingesenkte Thermometer zeigte kurz vor Beginn des Versuches um 1 Uhr 10 Minuten 20,2°, um 1 Uhr 15 Minuten 23,25°, um 3 Uhr 26,8° um 4 Uhr 27,6°, um 5 Uhr 28,4°, um 6 Uhr 28,6°, um 8 Uhr 29,5°, um 10 Uhr 20 Minuten 30°, um 2 Uhr nachts 30,2°, um 8 Uhr früh 30,3°. Auch hier sehen wir, daß nach zehn Stunden eine maximale Temperaturerhöhung von 10° eingetreten ist. Hier wird die Substanz des Fruchtkörpers selbst andauernd erwärmt, bis die Wärmezufuhr ebenso groß ist wie die Wärmeabgabe nach außen. Die letztere ist auch in den Dewarschen Gefäßen bei größeren Temperaturdifferenzen offenbar eine so erhebliche, daß bei gleichmäßiger Intensität der Wärmezufuhr das Maximum in einer bestimmten Zeit erreicht wird, wenn auch die Quantität der wärmespeichernden Substanz von einer gewissen Grenze an erheblich variiert.

Da die Röhrenschicht desselben Pilzes während der fünftägigen Zeit des Sporenwerfens in zeitlicher Folge stets annähernd die gleichen Temperaturerhöhungen ergab, ist weiter zu schließen, daß in der ganzen Zeit der Sporenverbreitung Tag und Nacht eine andauernde Wärmebildung in ziemlich gleicher Intensität erfolgt. Ein halber Fruchtkörper von *Polyporus squamosus*, der seit 24 Stunden seine Sporen verbreitete, an der Stelle, wo die Röhrenschicht beginnt, senkrecht abgeschnitten, wog 525 g. Die sorgfältig abgetragene Röhrenschicht hatte ein Gewicht von 120 g, das übrige Gewebe des Hutes betrug 395 g.

1	g	dieser	Röhrenschicht	lieferte	in	1	Stunde	4,565 Cal.
120	„	„	„	„	„	120	„	65,736 „

Die Röhrenschicht des ganzen Hutes bildet somit, wenn man annimmt, daß die wärmebildenden Substanzen von den übrigen Geweben zugeführt werden, während der etwa fünftägigen Zeit der Sporenverbreitung 131472 Cal.[1])

Die Gewebe der Mark- und Röhrenschichten des Fruchtkörpers von *Polyporus squamosus* sind von zäher dauerhafter Beschaffenheit, deshalb werden sie auch trotz ihrer Größe nicht gegessen, selbst nicht einmal von Maden bewohnt. Die frischen Fruchtkörper enthielten in der Röhrenschicht 12,66, in der übrigen Hutsubstanz 12,93% lufttrockene Trockensubstanz.

[1]) Der im Freien durch Verdunstung eintretende Wärmeverlust ist hier nicht berücksichtigt; wahrscheinlich wird er je nach der Trockenheit besonders compensiert: dies erklärt es auch, daß die Pilze sich nur in feuchter Luft entwickeln.

Ein ganzer Hut enthielt 30,4 g Röhrentrockensubstanz und 102,2 g übrige Hutsubstanz [1]).

Die Trockensubstanz der Röhren enthielt 55% in kaltem Wasser lösliche Extraktivstoffe, diejenige der übrigen Hutsubstanz 34,7%.

In einem Hut sind somit 16,5 g + 35,5 g, insgesamt etwa 52 g wasserlösliche Substanz enthalten. In dieser sind enthalten ca. 26% Protein und 14% Salze, sodaß 60% auf lösliche Kohlehydrate, wohl zumeist Glycogen (6 $C_6H_{10}O_5 + H_2O$), entfallen [2]). Wenn wir diese Substanzmenge von 31,2 g Glycogen für die Wärmebildung einsetzen, mit einer Verbrennungswärme von 4190,6 Cal. per 1 g (nach Stohmann), dann ergäbe das für den Pilz einen Energievorrat für 130747 Cal.

Hieraus geht hervor, daß dieser Pilz gewiß nicht mehr Nährstoffe enthält, als er für die Sporen- und Wärmebildung verbraucht. Die Bildung und der Verbrauch der Nährstoffe ist auch hier ein ebenso ökonomischer wie bei allen übrigen Lebewesen.

Es bleibt nun noch die Frage bestehen, ob auch die bedeutend stärkere Ausbildung nährstoffreicher Gewebe, wie wir sie zwischen der Oberhaut und dem Hymenium bei den als „Schwämme" bezeichneten eßbaren Pilzfruchtkörpern antreffen, für die Wärmebildung in Anspruch zu nehmen ist. Die Temperaturen, die ich bei diesen Pilzen gemessen habe, waren nicht höher als beim *Polyporus squamosus*. Ich machte aber die Beobachtung, daß ein Fruchtkörper von *Boletus edulis*, der voll von Maden war und seine Sporen in einem geschlossenen Zylinder so gleichmäßig verbreitete, daß die Papierscheiben der Etagen wie von einer braunen Farbe mit dem Pinsel angetüncht erschienen, soviel Wärme bildete, daß die Innenwände des Zylinders sich dicht mit Wassertropfen beschlugen. Es lag daher der Gedanke nahe, daß die Entwicklung der Madenleiber, die sich während der Sporenreife mit bekannter Schnelligkeit vollzieht, an dieser großen Wärmebildung beteiligt ist, und es war geboten, den Einfluß der Lebenstätigkeit dieser Tiere auf die Wärmebildung während der Sporenreife zu prüfen. Hierfür wurden zunächst die zurzeit auf den Markt gebrachten Fruchtkörper von *Tricholoma graveolens* Pers. verwendet; dieselben wurden aufgeschnitten und die madenfreien von den madigen getrennt. Sie wurden dann in je einen Glaszylinder gepackt, mit einem dichten Wattestopfen ver-

---

[1]) Nach einer Analyse, die mein Freund Dr. Carl Bloch ausgeführt hat, enthält die lufttrockne Substanz dieses Fruchtkörpers:

	Wasser	Rohfaser	Protein	Asche	stickstofffreie Extraktivstoffe
a) der Röhren:	5%	18,02%	29,12%	7,59%	40,27%
b) der übrigen Hutsubstanz:	4,8%	25,26%	8,98%	4,51%	56,45%

Die wäßrigen Extrakte der Hutsubstanz enthalten im Durchschnitt: ca. 14% Asche u. ca. 26% Protein.

[2]) Clautrian (Etudes chimiques du glycogène chez les champignons et les levures) A. Kochs Jahresber. Ref., Bd. VI., 1895, p. 51, fand 20% Glycogen im Trockengewicht der Steinpilze, 14% im Trockengewicht von *Amanita*.

schlossen, und allseitig mit dicken Watteschichten umhüllt in entsprechend größere Glaszylinder eingesetzt. Ein dritter Kontrollversuch wurde in derselben Art mit dem abgetöteten Pilz angestellt.

Um 9 Uhr morg. zeigten d. leb. Pilze	18,8°, die madenhalt.	18,4°, die tot.	18,3°
= 11 = = = = = =	19,8°, = =	20,2°, = =	19°
= 1 = mittags = = = =	20,4°, = =	21,8°, = =	19,2°
= 3 = nachm. = = = =	21,9°, = =	24,2°, = =	19,2°
= 7 = = = = = =	22,2°, = =	24,9°, = =	19,2°

Am besten sind die nährstoffreichen Boleten für diese Untersuchungen geeignet, doch war es mir in diesem trocknen Jahre leider nicht mehr möglich, geeignetes madiges Material zu beschaffen. Das nachfolgend mitgeteilte Ergebnis mit einem nur wenige Maden enthaltenden Exemplar zeigt jedoch schon eine beträchtliche Steigerung der Wärmeproduktion gegenüber einem gleichbeschaffenen madenfreien Exemplar. Die Versuche wurden mit je 35 g der in Stücke zerschnittenen Pilze in Dewarschen Zylindern ausgeführt.

Das Thermometer zeigte

um 10 Uhr im madigen Pilz	18,6° C., im madenfreien	17° C.
11 = = = =	21,4° = = =	19,6° =
12 = = = =	23,8° = = =	22° =
1 = = = =	25° = = =	23° =
3 = = = =	27,2° = = =	25,4° =
4 = = = =	30,2° = = =	27,6° =
5 = = = =	31,4° = = =	28,6° =
6 = = = =	32° = = =	29° =

Die angegebenen Zahlen beweisen, daß hier auch auf indirektem Wege die nährstoffreichen Gewebe, indem sie die Entwicklung der Madenleiber begünstigen, für die Wärmebildung benützt werden. Die Ausbildung nährstoffreicher Gewebe, um die Mitwirkung von Tieren für die Verbreitung der Fortpflanzungszellen in Anspruch zu nehmen, bietet hier also doch (S. 2) eine Analogie zur Erzeugung der süßen Früchte bei den höheren Pflanzen.

In meiner Arbeit über *Sporodinia* l. c. habe ich bereits ausgesagt, daß die Pilze leicht lösliche Kohlehydrate und Proteine in einem für die Ernährung dieses Pilzbewohners besonders günstigen Verhältnis enthalten, und daß hier insbesondere auch eine für die Zygotenbildung ausreichende Konzentration vorhanden sei. Dies will ich noch nachträglich durch die folgenden in Gemeinschaft mit Dr. Bloch ausgeführten Analysen belegen. Zur Zeit der Ausführung der Analysen wußte ich noch nicht, daß diese Pilze während der Sporenverbreitung ihre Nährstoffe in hohem Grade für die Wärmebildung verbrauchen, und es ist deshalb noch nicht darauf Bedacht genommen worden, nur jüngere Exemplare für die Analysen zu verwenden. Außerdem konnte ich feststellen, daß alle Hutpilze, auch die Morcheln, mit den Stielen ins Wasser gestellt, etwa das gleiche Gewicht an Wasser aufsaugen können, und es bedarf daher noch umfassender Untersuchungen, um festzustellen, ob der Wassergehalt der Pilze überhaupt ein annähernd konstanter ist.

	Trockensubstanz (lufttrock.) %	Wasserlösliches Extrakt in der Trockensubstanz %	Im Extrakt: Protein %	Asche %	N. freie Extraktivstoffe %	
Boletus scaber ausgewachsene große Exemplare	16	48	in der Röhrensubstanz 47,25	14,78	37,97	
			in der übrigen Hut-u. Stielsubstanz 6,94	7,33	85,73	
Boletus edulis getrocknete käufliche Schnitzel	—	in der Röhrensubstanz 56,4	25,94	14,47	59,59	0
		in der übrigen Hut-u. Stielsubstanz 26,56	28,00	8,76	63,24	000
Carantellus cibarius frisch gesammelt	12,72	38,33	11,62	23,82	64,56	000
Tricholoma equestre frisch gesammelt	15	44,3	24,62	16,95	58,43	00000

Die Analysenzahlen beweisen, daß z. B. der Zellsaft des *Boletus scaber* eine ca. achtprozentige und der von *Tricholoma* eine siebenprozentige Nährsalzlösung enthält. Wenn man diese Pilze aber im Dampftopf sterilisiert, dann wird so viel Wasser von den Zellen ausgeschieden, daß die auf Fließpapier abgetrockneten Pilze nur noch etwa die Hälfte ihres Frischgewichtes behalten und auf ein entsprechend kleines Volumen zusammenschrumpfen. Der so ausgetretene Zellsaft enthielt z. B. bei *Tricholoma* nur 2 % vom Frischgewichte der Pilze an gelösten Extraktivstoffen. Die durch Sterilisation oder durch *Sporodinia* abgetöteten Pilzgewebe stellen daher bei Boleten und nährstoffreichen Agaricineen ein an leicht aufnehmbaren (Verhältnis von löslichen Proteinen zu Kohlehydraten) Nährstoffen und an osmotisch wirksamen Salzen so reiches Nährsubstrat dar, wie es sich im Pflanzenreiche wohl nicht zum zweiten Male darbietet.

In seiner Entgegnung (Botanische Zeitung 1902 No. 12/13) auf meine Arbeit behauptet Prof. Klebs in Halle das direkte Gegenteil, daß die Hutpilze die wasserreichsten, also nährstoffärmsten Substrate seien, die hierfür existieren. Ungefähr in der gleichen Art entgegengesetzt sind auch die meisten Schlüsse, zu denen Klebs — nach den Aussagen seiner ersten Arbeit — und ich durch die Ergebnisse verschieden angeordneter Versuche gelangt sind, und es ist ganz unfruchtbar, über die verschiedenen Auffassungen zu streiten. Es muß vielmehr, da ja die Richtigkeit der Versuche selbst beiderseits nicht bezweifelt wird, demjenigen, der danach strebt, ein Verständnis für diese Organismen zu gewinnen, zunächst überlassen bleiben, selbst zu entscheiden, welche Ableitungen klar und folgerichtig sind und ein Verständnis des Ganzen ermöglichen.

Da ich, wie dies meine Untersuchungen ergeben, eigne Gedanken und selbstständige Ziele verfolge, lag und liegt für mich nicht der geringste Grund vor auf die Ableitungen von Klebs weiter einzugehen, als dies für die sachliche Durchführung meiner Aufgaben unbedingt erforderlich war, zumal ich jede kritische Äußerung vermeiden wollte und vermeiden will.

Auch die persönlichen Bemerkungen und häßlichen Unterstellungen, die Prof. Klebs ohne Grund verwendet, will ich nur dahin beantworten, daß ich nach

Kräften bemüht sein werde, meine eigenen Arbeiten von derartigen Kampfmitteln rein zu halten. Über das Thema der Zygotenbildung hoffe ich im Anschluß an die neuen merkwürdigen Entdeckungen von Blakeslee (Proceed. o. t. Acad. Americ. Vol. XL No. 4) demnächst noch weitere Mitteilungen machen zu können.

Ein Apparat in Pilzform zur Verbreitung feinster Pulver.

Nachdem so im analytischen Gange der Beobachtungen die Erscheinungen der Sporenausbreitung bei den Basidiomyceten auf ihre Ursache zurückgeführt waren, betrachtete ich es als meine weitere Aufgabe, auf experimentellem Wege auch den synthetischen Beweis für die Richtigkeit zu erbringen. Sind Temperaturerhöhungen von einigen Graden wirklich imstande, Luftbewegungen zu erzeugen, die das Sporenpulver der Basidiomyceten so zu verbreiten vermögen, wie es die Fruchtkörper dieser Pilze tun?

Um dies darzutun, habe ich einen Apparat nach dem Vorbilde eines Hutpilzes, also ein künstliches Pilzmodell konstruiert, das selbsttätig ein feines Pulver ausstreut und es wie ein lebender Hutpilz in den umgebenden Raum verbreitet.

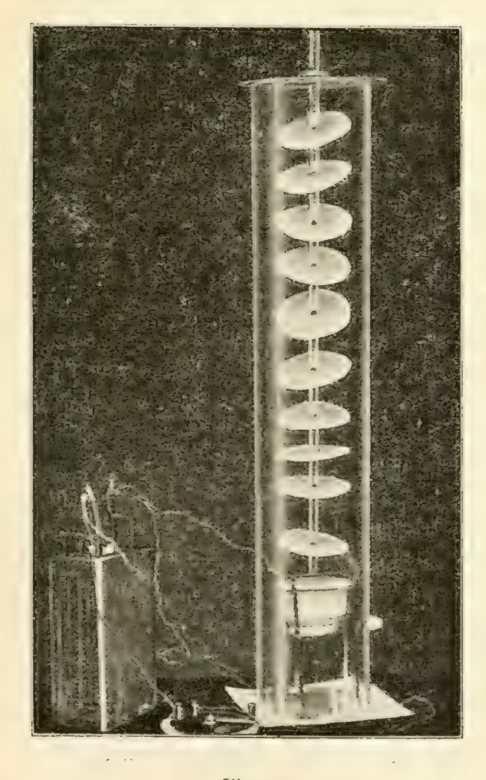


Fig. 1.

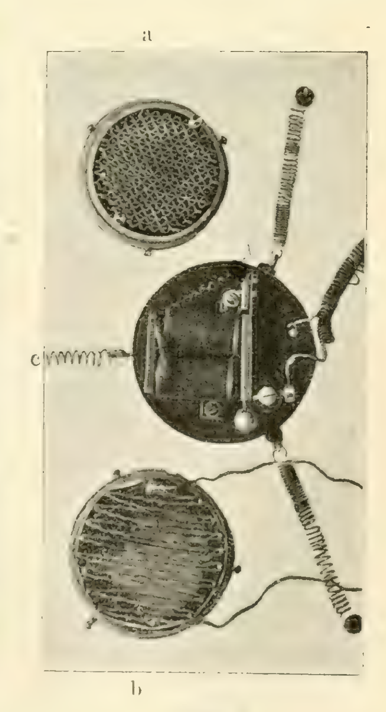


Fig. 2.

Es war zunächst notwendig, eine Vorrichtung zu finden, die ein beliebiges feines Pulver in seine Teilchen vereinzelt und sie räumlich getrennt in kontinuierlicher Folge in eine darunter befindliche Luftschicht herabfallen läßt. Hierzu verwendete ich ein rundes Sieb aus feinster Seidengaze von dem Umfange eines kleinen Hutpilzes, a und b der vorstehenden Figur 2. Um ein fortdauerndes Durchfallen eines auf dem Siebe befindlichen Pulvers herbeizuführen, war eine Vorrichtung erforderlich, die, ohne erhebliche Wärmemengen zu erzeugen, eine kontinuierlich rüttelnde Bewegung des Siebes hervorruft. Hierzu eignete sich am besten ein sogenannter elektrischer Summer, der auf einer gegen die Wärmeabgabe isolierenden Holzscheibe befestigt wurde (Figur 2 c). Über den Summer paßt eine runde Pappschachtel, die ihn nach außen umgibt. Eine andauernd gleichmäßige Erwärmung von 1—10° C. konnte nur auf elektrischem Wege mit Hilfe eines Widerstandsdrahtes oder -Bandes herbeigeführt werden. Um eine andauernde Temperaturerhöhung von 3° C. herbeizuführen, war bei einer Dicke des Nickelindrahtes von nicht ganz 1 mm eine Stromstärke von 0,7 Ampère erforderlich. Mit Hilfe eines Vorschaltwiderstandes in Form eines ausgespannten Nickelindrahtes ließ sich die Temperatur nach Belieben innerhalb 1—10° regulieren. Um die Form der Blätterpilze möglichst zu imitieren, wurden lamellenförmig nebeneinander angeordnete Pappscheiben unmittelbar unter dem Siebe befestigt und die einzelnen Lamellen mit dem Nickelindraht umwickelt (Fig. 2 b). Auch die Röhrenform der Polyporeen wurde in primitiver Art imitiert, indem gewelltes Nickelinblech und dazwischen gelegte isolierende Pappscheiben so angeordnet wurden, wie das die Figur 2 a veranschaulicht. Der Holzring, der einseitig die Lamellen resp. die Röhren, auf der anderen Seite das kleine Sieb trägt, kann durch das runde Holzbrett, auf welchem der elektrische Summer befestigt ist, deckelartig verschlossen werden. Der ganze Apparat wurde weiß angestrichen und an einem eisernen Dreifuß mittels dreier Spiralfedern aufgehängt, durch welche die Schüttelbewegungen des Summers nicht auf die weitere Umgebung übertragen werden. Über den so aufgestellten Apparat wird ein Glaszylinder gestellt, wie es die Figur 1 darstellt. Von oben her wird in den Zylinder eine Etage aus schwarzen resp. weißen Papierscheiben an einem hohlen verstellbaren Glasrohr bis auf die Oberfläche des Pilzmodelles hineingesenkt. Durch das hohle Glasrohr kann gleichzeitig ein Thermometer in den Zylinder eingehängt werden. Auch seitlich quer durch den Glaszylinder kann ein kleines Thermometer in den Raum über den Lamellen in den Apparat eingeführt werden. (In der Photographie ist die Öffnung durch einen Wattestopfen verschlossen.) Jedes staubfeine Pulver, das nicht die Eigenschaft hat, sich zu Klümpchen zu vereinigen, läßt sich für die Versuche benutzen. Am besten hat sich das Sporenpulver von *Fuligo septica* bewährt, weil die in dem Pulver enthaltenen Capillitiumfasern das Hindurchfallen des Pulvers in geeigneter Weise regulierten; auch das feine Sporenpulver von Lycoperdonformen ist brauchbar, doch lassen sich, wie gesagt,

wenn auch nicht mit dem gleichen Erfolge, alle feinen Pulver verwerten, die verstäubbar sind. Um den Apparat in Tätigkeit zu setzen, wird zuerst die Wärmeleitung geschlossen und dann erst die Schüttelvorrichtung eingeschaltet. Nach einem Zeitraum von $^1/_2$—1 Stunde wurden die Versuche gewöhnlich unterbrochen, und es zeigte sich, daß in dieser Zeit die Pulver, von denen vorher die Rede war, über die Etagenflächen in dünner Schicht gleichmäßig verbreitet wurden (Fig. 1 im Text), ähnlich wie bei den Pilzen. Doch wurde bei allen Versuchen nur ein kleiner Teil des Pulvers in die Höhe getragen, während der bei weitem größte Teil nach unten auf den Boden fiel. Dies ist aber nicht zu verwundern, weil es durch keine Vorrichtung möglich war, die Sporen so vereinzelt und gleichmäßig herunterfallen zu lassen, wie das die Pilze mit ihren hierfür besonders organisierten Basidien vollziehen können, auch wird der Pilz die Luftströmung immer zu derselben Zeit und an derselben Stelle herbeiführen, wo gerade die Sporen abgeworfen werden und sie in der richtigen Art (Röhren, Spalte!) zur Wirkung bringen[1]). Trotzdem sind die Sporenmengen, die in einer bestimmten Zeit auf diesem Wege verbreitet werden können, größer als diejenigen, welche ein Pilz abwerfen kann, und daher können wir auch in kürzerer Zeit die Erscheinungen imitieren, welche wir zuerst bei den Pilzen kennen gelernt haben. Selbst die feinsten Anteile der spezifisch schwersten Pulver, wie Lythargyrum (Bleiglätte) wurden in sichtbaren Mengen in die Höhe getragen und auf den Etagenblättchen verteilt. Wurde der Apparat in einem gleichmäßig temperierten Raume mit geringer Licht- und Wärme-Strahlung in Tätigkeit gesetzt und die Erwärmung nicht eingeschaltet, dann fand auch keine Verbreitung der Sporen statt, und dies beweist, daß die Sporenverbreitung durch Wärmebildung verursacht wird.

Hiermit ist die Kette der Versuche geschlossen, welche dartun, daß die Hutpilze durch Wärmebildung unmerkliche Luftströmungen erzeugen und durch diese selbsttätig ihre Sporen in den umgebenden Raum verbreiten.

Das Wesen und die Bedeutung der durch geringe Temperaturunterschiede hervorgerufenen Luftströmungen.

Nachdem nun bewiesen ist, daß es Luftströmungen sind, welche die Sporen der Basidiomyceten in der beschriebenen Art verbreiten, sind die Verbreitungsbilder, welche wir bei den verschiedenen Versuchen gewonnen haben, ihrerseits wieder geeignet, uns einen Einblick in das Wesen dieser feinen Luftströmungen zu gewähren. Wir wissen bereits, daß sie hervorgerufen werden durch ganz geringe Temperaturdifferenzen etwa von 0,1 bis 10°, und daß sie weder sichtbar, noch durch unser Gefühl wahrnehmbar

[1]) Es wird wohl gelingen, den Apparat noch erheblich zu vervollkommnen und dies Prinzip auch für gewerbliche Zwecke zu verwerten.

sind, sodaß sie sich unserer Beobachtung vollständig entziehen. Da kleine Temperaturdifferenzen überall in der Atmosphäre vorkommen, am Tage durch die Insolation, in der Nacht infolge der Ausstrahlung, so muß die Luft andauernd von diesen Strömungen nach allen Richtungen hin durchsetzt sein.

Wenn wir das erste unserer Bilder auf Tafel I betrachten, dann können wir uns von dem wärmegebenden Pilz aus die Luftströmungen ebenso verlaufend denken, wie das die Sporen auf der Unterseite gleichsam in der Projektion aufzeichnen. Bei der geringen Wärmemenge findet der Ausgleich der Temperaturen in dem Maße statt, als die Strömungen fortschreiten, und sobald die strömende Luft die Temperatur der Umgebung angenommen hat, ist auch die Strömung beendet; so zeigt es das Sporenbild an. In demselben Schrank hat ein großer Fruchtkörper von *Polyporus squamosus*, der bei weitem größere Wärmemengen erzeugt, Luftströmungen verursacht, die den ganzen Schrank fortdauernd gleichmäßig erfüllt haben und so auch zu einer gleichmäßigen Bestreuung der Unterlage geführt haben, wie das die Figur 2 der I. Tafel anzeigt. Es muß also von dem Fruchtkörper ausgehend eine allseitige kontinuierliche Bewegung der Luft erfolgt sein. Eine fortdauernd wirksame Wärmequelle von bestimmter Intensität wird also erforderlich sein, um Luftströmungen zu erzeugen, die einen Raum von bestimmter Größe auszufüllen vermögen. Da die wärmere Luft leichter ist als die kältere, steigt sie naturgemäß in die Höhe, aus diesem Grunde ist die Verbreitungsrichtung der Luftbewegung von unten nach oben die am meisten bevorzugte. Diese Strömungsrichtung wird natürlich noch begünstigt durch zylinderförmige Gefäße, welche schornsteinartig wirksam sind. So kommt es, daß bei dem Versuch, den die Figur 2 auf Tafel II darstellt, die Sporen eines Fruchtkörpers von *Agaricus nebularis* meterhoch in die Höhe steigen, während die Ausbreitung der Sporen nach den Seiten hin nur einen halben Meter weit erfolgt ist (Fig. 1 auf Tafel I).

Wenn nun in einem geschlossenen Raum sich flächenförmige Körper der Luftströmung in den Weg stellen, dann fließt der feine Strom nicht etwa wie ein Windstrom, wenn er den Flächenrand erreicht hat, in mehr oder weniger abgelenkter Richtung (und geschwächter Intensität) weiter, sondern umstreicht gleichmäßig alle Flächen der Körper, die sich in dem Raum darbieten. Er übt deshalb keinen Druck aus, der eine Bewegung feiner Blättchen zur Folge hätte, sondern fließt allseitig um die Körper herum. Führt der Strom nun Pilzsporen mit sich, dann werden sich alle Sporen, welche beim Herüberstreichen der Oberfläche nahe oder mit ihr direkt in Berührung kommen, auf ihr niederschlagen und nicht weiter mit dem Luftstrom mitgeführt werden. Indem der Luftstrom immer wieder über die Flächen des Raumes herüberstreicht, wird er schließlich alle Sporen auf ihnen absetzen. So erklärt es sich, daß die Sporen auf allen Flächen gleichmäßig verbreitet und deshalb umsomehr in einem Raume verteilt

verteilt werden, je mehr Flächen sich in ihm darbieten[1]), und daß von dem Orte der Sporenbildung weit entfernte Flächen ebenso wie die nahegelegenen bestreut werden, wenn die Wärmequelle dazu ausreicht[2]).

Es ist nun selbstverständlich, daß zu den Luftströmungen, die ein Pilz in einem geschlossenen Raume selbsttätig erzeugt, andere hinzukommen können, die durch äußere Kräfte verursacht werden. So wirken Licht- und Wärmestrahlen sekundär ein[3]) und verursachen eine besondere ihrer Einwirkungsrichtung entsprechende Veränderung der Luftströmungen, wie dies die charakteristischen Verbreitungslinien der Sporenbilder auf den Tafeln 1 bis 4 zeigen. Ist die allseitige Strömung, die von dem Pilz ausgeht, bedeutend stärker als die einseitig wirkende, so wird die Bestreuung eine gleichmäßige bleiben, andererseits wird eine stärkere einseitige Strömung die allseitige des Pilzes mehr oder weniger aufheben.

Die Wärmemengen, welche die Hutpilze erzeugen, werden natürlich nicht dazu ausreichen und auch nicht dazu bestimmt sein, die Sporen ins Unendliche zu vertreiben. Es wird vielmehr in den meisten Fällen ausreichen, sie von der Unterseite des Hutes hervor soweit in den freien Raum emporzutragen, daß ihre weitere Verbreitung, ganz abgesehen vom Wind, von den überall im Freien bereits vorhandenen feinen Luftbewegungen besorgt werden kann.

Ich habe nun versucht, die feinen Luftströmungen, welche durch diese geringen Temperaturdifferenzen herbeigeführt werden, am Lichtschirm eines Projektionsapparates sichtbar zu machen[4]), wie dies bei den gröberen Luftströmungen geschehen kann, die ein Bunsenbrenner, ja selbst die warme Hand verursacht, wenn sie in den Lichtkegel hineingehalten werden. Die Luftströmungen, die der *Polyporus squamosus* oder andere Hutpilze er-

[1]) Sind die Flächen sehr eng übereinander geordnet, dann kann die Luftströmung (infolge der Reibung?) nicht weit über die Flächen hinwegstreichen, und die Bestreuung ist dann natürlich auch eine entsprechend unvollkommene; auch kann der Strom durch enge Öffnungeu nur schwer hindurchgelangen.

[2]) Je mehr Oberfläche ein Luftstrom von bestimmtem Sporengehalt in der Zeiteinheit bestreichen kann, und je größer seine Geschwindigkeit ist, um so mehr Sporen wird er absetzen. Die Sporenmengen, die ein Strom von bestimmter Stärke in der Zeiteinheit auf eine Fläche von bestimmter Größe absetzt, wird weiter wesentlich abhängig sein von der Sporenmenge, die er in der Volumeneinheit suspendiert erhält. Wie groß die Aufnahmefähigkeit eines Luftstromes von bestimmter Intensität für Sporen von bestimmter Beschaffenheit ist, darüber kann nichts ausgesagt werden.

[3]) Die bestrahlten Flächen werden erwärmt und verursachen ein Temperaturgefälle der angrenzenden Luftschichten, das nun erst die Bewegungen zur Folge hat.

[4]) Im Lichtkegel eines Projektionsapparates kann man bei geeigneter Aufstellung sehen, wie die Sporen kontinuierlich von der Unterseite des Hutes ausgestreut werden, und wie sie wolkenartig nach allen Seiten aufsteigen. In einem geschlossenen Zylinder, in dem ein größerer Pilz die Sporen verbreitet, kann man verfolgen, wie an vielen Stellen die Sporen kontinuierlich auf- und niedersteigen, wie also die Luftströmungen nicht einheitlich von oben nach unten erfolgen. Dasselbe Bild gewährt übrigens der Anblick der auf- und absteigenden Sonnenstäubchen, wie man es gelegentlich im Zimmer beobachtet, wo die Verbreitung des Staubes offenbar durch dieselben Luftströmungen nach denselben Gesetzen stattfindet.

zeugen, ließen sich auf dem Schirm des Projektionsapparates aber nicht mehr sichtbar machen. Die sichtbaren Luftströmungen steigen immer mit lockenartigen Nebenlinien senkrecht in die Höhe und sind imstande, Papierblättchen, die sich der Strömung entgegenstellen, in der Richtung des Stromes zu bewegen. Die Luftströmungen, die die Pilzsporen verbreiten können, verlaufen um die Körper herum und vermögen Bewegungen feiner Blättchen nicht hervorzurufen. Die Luftströmungen in der Atmosphäre lassen sich somit nach ihrer Intensität in drei Kategorien unterscheiden.

1. Der Wind — Zug; kann nicht durch Erwärmung unmittelbar hervorgerufen werden, ist für unser Gefühl als Zug direkt wahrnehmbar, vermag makroskopisch sichtbare Gegenstände mit sich zu führen. Die Strömung kann sich nach allen Seiten richten, sie verläuft aber meist in wagerechter Richtung, parallel der Erdoberfläche.

2. Luftströmungen, die durch Temperaturdifferenzen von über 20° unmittelbar hervorgerufen werden, sind für das Gefühl durch die Temperaturdifferenz wahrnehmbar, vermögen feine Blättchen zu bewegen, lassen sich bei bestimmter Beleuchtung sichtbar machen und erfolgen in der Richtung von unten nach oben.

3. Luftströmungen, hervorgerufen durch die kleinsten Temperaturdifferenzen von etwa 10° C. abwärts, weder mit dem Gefühl wahrnehmbar, noch durch Beleuchtung sichtbar zu machen, vermögen feine Blättchen nicht zu bewegen, verlaufen allseitig um die Körper herum und sind in hervorragender Weise befähigt, mikroskopisch kleine Körperteile mit sich zu führen und auf der Oberfläche der Körper gleichmäßig abzusetzen.

Die Luftströmungen der letztgenannten Art sind meines Wissens bisher noch nicht beobachtet worden, und doch glaube ich, daß sie in dem Haushalte der Natur, auch abgesehen von der Sporenverbreitung, eine größere Bedeutung besitzen. Da sie überall und stets vorhanden sind, werden sie wesentlich dazu beitragen, die gleichmäßige Mischung der Gase im Raum, insbesondere die gleiche Zusammensetzung der Luft herbeizuführen. Die Schnelligkeit, mit der sich z. B. ein riechendes Gas in dem Hörsaale des Chemikers überall hin verbreitet, die man lediglich dem Expansionsvermögen der Gase zuschreibt, dürfte wohl unter der Mitwirkung dieser Luftströmungen erfolgen, die der wärmebildende Körper eines einzigen Menschen in den größten Räumen herbeizuführen vermag. Für uns Pflanzenphysiologen haben diese Strömungen auch insofern Interesse, als sie uns zeigen, wie die Luft fortwährend über die sich flächenförmig darbietenden Blätter der grünen Gewächse herübergeführt wird und diese dadurch kontinuierlich in Berührung mit neuen Schichten kommen, denen sie die in so geringen Mengen vorhandene Kohlensäure entnehmen können. Schließlich sei noch erwähnt, daß auch Flüssigkeiten in Form kleinster Tröpfchen, wie sie Wolken und Nebel bilden, durch diese Luftströmungen getragen und transportiert werden können, wie wir dies beobachten können, wenn des Morgens durch die ersten Sonnenstrahlen eine Erwärmung der Erdoberfläche eintritt und die Nebel infolgedessen wolkenartig emporsteigen.

Der biologische Wert der Basidie.

Das Endziel aller biologischen Wissenschaften ist darauf gerichtet, uns das Leben im einzelnen wie im ganzen verständlich zu machen, um seinen eigentlichen Wert zu erfassen. So hat die botanische Wissenschaft ihre höchste Aufgabe darin zu erblicken, die pflanzlichen Lebewesen unserem Verständnis möglichst nahe zu bringen. Von allen Eigenschaften der Lebewesen sind unseren Beobachtungshilfsmitteln die morphologischen Charaktere am leichtesten zugänglich; sie sind deshalb zuerst studiert und uns am gründlichsten bekannt geworden. Die morphologische Betrachtung der Lebewesen gewinnt aber erst einen höheren Wert, wenn sie vergleichend betrieben wird. Wir entdecken dann einerseits Übereinstimmungen, aus denen wir die verwandtschaftlichen Beziehungen ableiten und andererseits Abweichungen, die uns die Eigenart jedes Organismus erst richtig erkennen lassen und seine genaue Charakteristik und Unterscheidung ermöglichen. Erst im Rahmen des zusammengefaßten Ganzen gewinnt so ein bestimmtes Organ seine richtige morphologische Bewertung.

Ein jedes Organ von bestimmter Gestalt vollzieht eine ganz bestimmte Funktion, und wenn wir diese erst richtig erkannt haben, dann finden wir, daß die charakteristische Form der natürlichste und zweckmäßigste gestaltliche Ausdruck ist für diese ganz besondere Funktion[1]), daß jedes Organ für diese Funktion gleichsam erst geschaffen ist.

So stellt uns jedes morphologisch bedeutsame Organ vor die Frage nach seiner besonderen Funktion, und so entspricht seiner morphologischen Bewertung eine physiologische. Die richtige Bewertung der einzelnen Funktionen wird ebenfalls erst bei vergleichender Betrachtung möglich werden, wenn wir die physiologischen Leistungen der einzelnen Organe erst kennen. Diese vergleichende Physiologie der Organe würde, sofern sie noch möglich ist, uns erst die ganze morphologische Differenzierung verständlich machen und die bisherige trockene Systematik mit geistigem Inhalt beleben.

Organe mit bestimmten Funktionen sind aber nicht Selbstzwecke, die sich aus sich selbst entwickelt haben als Erzeugnisse eines undurchsichtigen Ideenplanes oder gar aus reinem Zufall. Form und Funktion zusammen sind wiederum nur der Ausdruck der Anpassung einer (mit ererbten Anlagen bereits ausgerüsteten, und zu weiteren Anpassungen befähigten) lebendigen Substanz an einen bestimmten Komplex von Lebensbedingungen. Form und Funktion so in Beziehungen zu bringen zu ihren speziellen Lebensbedingungen, ist die Aufgabe der Biologie, die somit die Kenntnisse der morphologischen und physiologischen Bewertungen voraussetzt und alle unsere Kenntnisse eines Organes zum vollen Verständnis zusammenfaßt.

Auch die Biologie eines Organes kann erst aus dem Vergleiche richtig bewertet werden, und so entspricht dem morphologischen und physiologischen

[1]) Wie jeder Teil einer Maschine, der einer bestimmten Funktion dient, die dieser Funktion entsprechend zweckmäßigste u. deshalb zumeist charakteristische Gestalt erhält.

Wert, beide mit umfassend, der biologische. In diesem Sinne soll der biologische Wert der Basidie nachstehend begründet werden, soweit das unsere bisherigen Kenntnisse gestatten.

Zur Lösung dieser Aufgabe müssen wir erst die verschiedenen Wertungen der wichtigsten Fruktifikationsorgane bei den übrigen Pilzklassen kennen lernen, und dies soll den obigen Voraussetzungen gemäß so geschehen, daß wir ihre Ableitung, von den verschiedenen möglichen Lebensbedingungen ausgehend, in groben Zügen versuchen werden.

Die Fadenpilze sind als die Zerstörer der abgestorbenen organischen Substanzen des Pflanzenreiches zu betrachten im Gegensatze zu den Bakterien, welchen die Tierleichen zum Opfer fallen. Bei der Verwesung der kohlehydratreichen Pflanzenreste bleibt die neutrale oder saure Reaktion, welcher die Fadenpilze angepaßt sind, bestehen, während bei den stickstoffreichen tierischen Leichen stets mehr oder weniger Ammoniak entsteht, das eine alkalische Reaktion herbeiführt, bei welcher die Bakterien am besten gedeihen. Die Pflanzenzellen sind mit Zellulosepanzern umgeben, und diese stellen ein schwer zerstörbares zusammenhängendes Gerüst dar, das nur von fadenförmigen Organismen durchwachsen und zersetzt werden kann, während andererseits die tierischen Zellen sich leicht zersetzen und verflüssigen lassen und einem zusammenhängenden Fadensystem weder Halt noch Stütze gewähren. Die Organisation der Bakterien, ihr Wachstum und ihre Fortpflanzung ist ihrem Leben in flüssigen oder dem flüssigen Zustande nahestehenden Medien auf das beste angepaßt, und wir sehen, wie auch die Fadenpilze in Gestalt, Wachstum und Fortpflanzung bakterienähnlich werden, sobald sie unter denselben Bedingungen leben.

A. Diese einfachsten Formen der Fortpflanzung ohne besondere Verbreitungsorgane charakterisieren die Oidien und Hefen, die in nährstoffreichen Flüssigkeiten, in saftreichen Geweben etc. ihre günstigsten Lebensbedingungen finden und durch ihre Größe, ihr schnelleres Wachstum und entsprechend reichere Fruktifikation den Bakterien noch überlegen sind.

a. Die Oidien, verwandtschaftlich als Nebenfruchtformen von den höchsten Pilzen abzuleiten, können infolge gleicher Lebensbedingungen in Wachstum und Fortpflanzung den Bakterien so ähnlich werden, daß sie dieselbe Kolonienbildung zeigen, ohne jedoch, wie ich dies für das Oidium *Collybiae tuberosae* im VIII. Bande dieser Zeitschrift gezeigt habe, die Fähigkeit zu verlieren, Funktion und Gestalt der Mycelien total zu verändern und sich für ihre Erhaltung das differenzierteste Sporenverbreitungsorgan, die Hutpilzform, wieder aufzubauen. Die Oidien können nur passiv durch Übertragung verbreitet werden.

b. Die Hefen sind den Oidien funktionell und gestaltlich sehr ähnlich, leben unter ähnlichen Verhältnissen, erreichen aber speziell in zuckerreichen Fruchtsäften den Höhepunkt ihrer Lebenskraft und sind hier allen anderen Organismen überlegen. Sie sind physiologisch befähigt, den Zucker in Alkohol und Kohlensäure zu zerlegen und die bei diesem Prozeß freiwerdende Energie für ihre Lebenstätigkeit zu verwerten. Der Alkohol ist

gleichzeitig ein Kampfmittel gegen Bakterien, die Kohlensäure ein Bewegungsmittel [1]). Diese auffälligen Funktionen entsprechen den besonderen Lebensverhältnissen, wie sie zuckerreiche Flüssigkeiten darbieten.

B. Die eigentliche Domäne der Fadenpilze sind aber, wie erwähnt, die festen pflanzlichen Zellensubstrate. Man kann diese Pflanzenreste in zwei Gruppen unterscheiden:

I. In Pflanzenteile, die reich an gelösten oder leicht löslichen Kohlehydraten (Zucker, Stärke, Inulin, Fett, Glycogen etc.), dagegen arm an schwer zersetzlichen Substanzen sind, und

II. die arm an leicht löslichen, aber reich an schwer zersetzlichen Bestandteilen ihres Zellenkörpers sind, wie Pentosane, Cellulose, besonders Lignin-, Pektin-, Subrin-Einlagerungen etc. (Festigungs- und Leitungsgewebe der Pflanzen.)

Dementsprechend zerfällt das Reich der Fadenpilze in zwei große Abteilungen:

I. In die sogenannten niederen Pilze oder Phycomyceten.

Ihre Mycelien, hier noch im Konkurrenzkampf mit Bakterien und Tieren, wachsen sehr schnell, entsprechend der leichten Assimilierbarkeit des Substrates. Auch die Fortpflanzung muß schnell beendet sein, die Mycelien sind deshalb einschlauchig, um die assimilierten Nährstoffe in ungehindertem Plasmastrom den differenzierten Fruktifikationsorganen zuzuführen [2]), die sie ebenfalls auf schnellstem Wege für die Sporenbildung verwerten. Hier wird in einfachster Art ganz allgemein durch Teilungsprozesse die Bildung kleinerer Verbreitungs-, durch Berührungs- und Verschmelzungsvorgänge die Entstehung größerer Dauer-Sporen herbeigeführt.

Diese Substrate können sich nun a) im Wasser, b) auf dem Lande, der Zerstörung darbieten.

Ia. Fallen Pflanzenteile (Früchte etc.) ins Wasser, dann werden die Nährstoffe besonders bei lebenden Substraten [3]) nur sehr langsam aus den Zellen herausdiffundieren [3]). Für diese Lebensbedingungen sind die Oomyceten angepaßt. Ihr Sporenverbreitungsorgan, das Zoosporangium, bildet nackte Sporen aus, die durch chemotaktische Reizbarkeit die Fähigkeit haben, neue Substrate auf weite Entfernungen im Wasser zu bemerken und die durch Cilien dazu ausgerüstet sind, nach ihren Zielen direkt hinzuschwimmen.

---

[1]) R. Falck, Darstellung und Anwendung konsistenter Spiritusseifen zur rationellen Reinigung und Desinfektion der Haut, besonders von anklebenden Schimmelpilzsporen. Archiv für klin. Chirur., Bd. 73, Heft 2, S. 8. Die von mir an dieser Stelle vertretene Auffassung ist 1902, wie ich aus den neuerdings erschienenen außerordentlich klaren Vorlesungen über Pflanzenphysiologie von Jost ersehe, bereits von Wortmann im „Weinbau und Weinhandel" vertreten worden.

[2]) R. Falck, Über *Sporodinia grandis* l. c., das Kapitel Der Plasmastrom und seine Bedeutung.

[3]) Im Wasser leben Früchte, Zweige etc. sehr lange, die auf dem Lande durch Eintrocknen schnell absterben. In der Zone der aus den Zellen herausdiffundierenden Nährstoffe wird im Wasser die Lebenssphäre für Bakterien sein.

Ihre Fortpflanzungsorgane sind durch diese Funktionen dem Wasserleben aufs vollkommenste angepaßt und deshalb biologisch als Wassersporen zu bezeichnen.

Ib. Befinden sich solche nährstoffreiche Substrate auf dem Lande, dann sind es die Zygomyceten, die in ihrer reichen Flora in kürzester Zeit zur Erscheinung kommen. Auf langen beweglichen Stielen heben sie ihre Sporenverbreitungsorgane, die Sporangien, in die Luft und befähigen sie dadurch mit den Gegenständen der Umgebung in Berührung zu kommen. Die Sporen sind hier gegen das Austrocknen mit festen Membranen umgeben und ringsherum mit einem Klebestoff ausgerüstet, der bei jeder Berührung in Funktion tritt und die Sporen anklebt. So werden sie direkt an Kräuter angeklebt oder durch Tiere verschleppt. Die Kräuter werden gefressen, und so gelangen die Pilze in die Exkremente der Pflanzenfresser und von dort wieder aufs Feld an die Kräuter. Die typischen Klebsporen der Zygomyceten können sich nur durch direkte Berührung verbreiten, doch gibt es hier schon Übergänge nach den Formen hin, die ihre Sporen für die Verbreitung durch den Wind[1]) oder durch bestimmte Tiere organisieren und schließlich auch solche, die ihr Sporangium selbsttätig ausschleudern (Pilobolus). Daß auch die abweichend gestalteten Fruktifikationsorgane einer bestimmten Mucorinenart den ganz speziellen Lebensbedingungen dieses Pilzes auf das vollkommenste angepaßt sind, das habe ich bereits für eine typische Form, für *Sporodinia grandis* (l. c.) bis ins einzelne durchzuführen versucht, worauf ich hier besonders verweise.

II. Den meisten pflanzlichen Substraten, welche unter normalen Verhältnissen abgestoßen werden und der Verwesung anheimfallen, sind die leicht verwertbaren Nährstoffe so viel als möglich von der Mutterpflanze entzogen worden, und sie bieten in ihrer Substanz ein schwer verdauliches Zellengerüst dar, das die Konkurrenz anderer Lebewesen fast ausschließt. Die Mycelien, die hier das Zerstörungswerk ausführen, wachsen langsamer, sind langlebig, in Zellen gegliedert und können genügende Nährstoffmengen für den Bau der Fruktifikationsorgane zumeist erst nach längerer Zeit nach den Verbrauchsorten hinschaffen. Auch die Sporenverbreitungsorgane entwickeln sich langsamer und erfahren eine höhere und regelmäßigere Differenzierung.

Die schwer verdaulichen Substrate lassen sich wieder in zwei Gruppen trennen, von denen die erste solche Pflanzenteile umfaßt, deren Zellen noch erhebliche Reste von Protoplasma und Reservestoffen führen und deren Membranen noch nicht sehr widerstandsfähig gebaut sind, wie Blätter, einjährige Achsen, dünne Zweige, Exkremente etc. Diese Substrate bieten selbst in sehr kleinen Mengen die günstigsten Lebensbedingungen für die große Klasse der Ascomyceten dar, die ihre derberen Fruktifikationsorgane auch an trocknen Stellen bilden können, da wo die zarten Sporangienträger

[1]) Durch *Thamnidium* und *Chaetocladium* genau so, wie Brefeld in seinem Pilzsystem die höheren von den niederen Pilzen nach rein morphologischen Gesichtspunkten ableitet.

der Zygomyceten nicht mehr enstehen können. Die typischen Sporenverbreitungsorgane der Ascomyceten sind aber auch nicht mehr darauf angewiesen, mit den umgebenden Substraten in direkte Berührung zu kommen, sie infizieren dieselben selbsttätig, indem sie ihre Sporen auswerfen. Dem inaktiven Klebsporangium der Zygomyceten entspricht hier der für die Schleudertätigkeit organisierte aktive Askus, der seine Sporen auch mit einem plasmatischen Klebstoff versieht und sie mit ihm zugleich durch osmotischen Druck und elastisch gespannte Membranen [1]) auswirft, sodaß sie überall kleben bleiben, wohin sie geworfen werden. Mehrere Zentimenter weit können die Askussporen nach einem Ziel hin (Zielsporen) ausgeschleudert werden, und es liegt hier die Fragestellung nahe, ob die in den freien Luftraum geschleuderten Askussporen nicht auch durch die feinsten Luftströmungen fortgeführt und verbreitet werden können. Deshalb habe ich Versuche mit Askobolus-, Sordaria- und Helvella-Formen in ähnlicher Weise wie früher angestellt, nur daß ich anstatt aus Papier kleine Etagen aus Glas verwendete, um den Verbleib der Sporen mikroskopisch verfolgen zu können. Es zeigte sich hier aber ein ausgesprochener Gegensatz zu den Basidiomyceten: nur die Unterseite der Gläser wurde von den Sporen beklebt, und zwar ausschließlich die dem Fruchtkörper zunächst gelegenen und nicht weiter als 1 bis höchsten 4 cm von ihm entfernten Gläser. Unter dem Mikroskop sieht man, daß die acht Sporen eines Schlauches gewöhnlich dicht beisammen liegen, daß sie also im Zusammenhang geworfen werden. So große Körper können aber durch die feinen Luftströmungen nicht mehr getragen werden, und deshalb schon kommt diese Verbreitungsart für die Ascomyceten im allgemeinen nicht in Betracht [2]). Bei *Gyromitra esculenta* Fr. ist es aber schon auffällig, daß die Sporen auf den Gläsern zum großen Teil vereinzelt liegen, und es ist wohl die größte Zahl der Formen, bei denen die Sporenentleerung nicht kontinuierlich erfolgt wie bei den Basidiomyceten, sondern infolge eines Reizes sich plötzlich in sichtbaren Staubwolken vollzieht. Bei vielen kleineren Formen der Basidiomyceten mögen es Tiere sein, welche die Oberfläche berühren und daraufhin mit den Sporen beworfen werden, die sie verschleppen sollen. Bei *Ascobolus lignatilis* konnte ich oft beobachten, wie die Sporen plötzlich entlassen werden, wenn das Kulturgefäß geöffnet wurde und ein feiner Luftzug einwirkte. Wenn man den großen Fruchtkörper der *Gyromitra esculenta* Fr. mit dem Stiel ins Wasser stellt, bis er sich vollgesogen hat und ihn dann in einem beliebigen zugfreien Raum auf schwarzes Papier setzt, dann wirft er im Verlaufe mehrerer Tage seine Sporen allseitig aus, sodaß sie ringsherum einen Sporenhof bilden, wie ihn die Fig. 7 auf Taf. II wiedergibt. Es ist aber schon bekannt [3]), daß, wenn man

[1]) Nach A. de Barys Untersuchungen. Morphologie und Physiologie der Pilze. Leipzig 1866.

[2]) Themoelektrisch ließ sich bei der Speiselorchel keine Eigenwärme feststellen.

[3]) Bouillard l. c. De Bary l. c. S. 141.

einen solchen Fruchtkörper von Zeit zu Zeit anpustet, er auf einmal ganze Sporenwolken entläßt, die von demselben Luftzuge weit fortgetragen werden [1]). Bei den Discomyceten, besonders aber bei den Helvellineen wird die Ejakulation offenbar vorzugsweise durch den Wind herbeigeführt, der die Sporen eben gleich weiter verbreiten soll. Unter diesem Gesichtspunkte wird die ganze Organisationsrichtung dieser Pilze, die ihr Hymenium erst auf einem Stiel keulen- oder kopfförmig emporheben (Geoglossaceen), dann die hymeniale Fläche verbreitern (Verpa), gleichzeitig immer mehr festigen (Gyromitra) und schließlich in den echten Morcheln ihr Hymenium in festen gekammerten Flächen dem Winde darbieten, erst verständlich. Ein genaueres Studium wird uns den Sinn der verschiedenen Fruchtkörperbildung bei den Ascomyceten ebenfalls weiter erschließen.

Der bei weitem größte Teil der Ascomyceten kann aber seine Sporen nur auf kurze Strecken hin verbreiten, und diese sind es, die deshalb noch ein zweites Sporenverbreitungsorgan, den Conidienträger, der die Kraft des Windes zur Verbreitung seiner Sporen ausnützt, als sog. Nebenfruchtform ausbilden. Der Conidienträger bildet seine Sporen direkt nach außen und ordnet sie hier so an, daß sie möglichst große Angriffsflächen dem Winde darbieten. Er erreicht dies auf zweierlei Art. Entweder ordnet er viele Sporenschichten in losen Kettenverbänden dicht nebeneinander flächenförmig an, sodaß sie vom Winde erfaßt und gleichzeitig verteilt werden können (Aggregatsporen), oder er bildet reiche Verzweigungen mit vereinzelten Sporen, die der Wind abschütteln, erfassen oder ebenfalls forttragen kann (Schüttelsporen) [2]). In den allverbreiteten Schimmelpilzen, den Penicillien- und Aspergillus-Arten einerseits, den Botrytis- etc. Arten andererseits, erreichen diese Typen ihre vollkommenste Ausbildung.

IIb. Die widerstandsfähigsten und in den größten Mengen gebildeten organischen Substanzen, die es auf der Erde gibt, sind die Holzmassen der Bäume. Durch Einlagerungen von Lignin, Pectin etc. erlangt hier die Cellulosemembran eine solche Festigkeit, daß die aus ihnen gebildeten Gewebe an Zug- und Druckfestigkeit die härtesten anorganischen Materialien übertreffen. Auch diese Substanzen müssen im Haushalte der Natur für die Verwirklichung neuen Lebens wieder zurückgebildet werden, und indem die Pilze diese Aufgabe erfüllen, erreichen sie in den Basidiomyceten ihre höchste Organisation. Den Bäumen in dem grünen Reiche vergleichbar, sind dies die Riesen unter den Pilzen.

Den Auflösungs- und Verwertungsprozeß der Holzmassen können die Basidiomyceten aber nur unter ganz bestimmten Bedingungen vollziehen, nämlich bei genügender Zufuhr von Luft und Feuchtigkeit. An der Luft,

---

[1]) Nach den Untersuchungen de Barys (l. c.) ist es die austrocknende Wirkung des Windes, welche die Ejakulation veranlaßt.

[2]) Schon bei den Mucorineen sind beide Typen vorgebildet, in *Syncephalis* einerseits und *Chaetocladium* andrerseits.

aber trocken aufbewahrt, können sie nicht zerstört werden, und hierauf beruht ihre Verwendung für die technischen Zwecke. Im Wasser, aber ohne genügenden Luftzutritt, werden sie ebenfalls nicht angegriffen, sondern karbonisieren und bilden die Steinkohlen. Die richtigen Bedingungen für die Zerstörung sind dagegen vorhanden, wenn die Holzmassen, wie dies in der Natur ja stets geschieht, in unmittelbarer Berührung mit dem feuchten Erdboden an der Luft ungestört liegen bleiben. Diese Verhältnisse bestehen besonders im Walde, wo alljährlich die abgefallenen Zweige und Blätter auf den Erdboden gelangen. Hier treffen wir deshalb die ganze Flora der Basidiomyceten; da die Zersetzung der Holzsubstanz eine verhältnismäßig schwierige ist, so geht sie auch entsprechend langsam vor sich. Während die Zygomyceten sich in einigen Tagen bis zur Fruchtreife entwickeln, bedarf es für die Fruchtkörperbildung der Basidiomyceten in der freien Natur meist einer jahrelangen Entwicklungszeit. Die Mycelien der Basidiomyceten sind also sehr langlebig, und sie bedürfen deshalb keines Dauerzustandes. Andererseits ist es nach einer so langen vegetativen Entwicklungszeit notwendig, daß die endlich eintretende Fruktifikation eine möglichste Verbreitung der Sporen herbeiführt. In den Wäldern kann aber der Wind für die Verbreitung nicht oder nur wenig in Anspruch genommen werden[1]), und deshalb ist hier ein ganz besonders organisierter Conidienträger, „die Basidie", zu ihrer bevorzugten Ausbildung gelangt. Wodurch ist nun die Basidie von dem Conidienträger unterschieden? Die Basidie bildet ihre Sporen einzeln aus, und jede einzelne Spore besitzt ihren besonderen Träger, das Sterigma, welches zunächst die Aufgabe hat, die einzelnen Sporen räumlich so weit wie möglich voneinander zu trennen, damit sie sich beim Abfall nicht berühren können. Basidien und Sterigmen, welche die Sporen tragen, sind aber niemals, wie die Conidienträger, aufrecht, sondern stets entweder senkrecht nach unten oder wagerecht gestellt, sodaß die Sporen, wenn sie abgestoßen werden und, der Schwerkraft folgend, herunterfallen, nicht auf den eigenen Träger und auf das eigene Substrat gelangen, sondern in einen freien Luftraum fallen. Die Basidie hat demnach die Funktion, die Sporen auszubilden, sie zu vereinzeln, sie über einen freien Fallraum freischwebend in die Luft zu heben und sie dann aktiv abzustoßen. Ist ein Körper von der Kleinheit einer einzigen Basidienspore einmal freischwebend im Luftraum befindlich, so kann er durch die geringste Luftströmung, wie wir gesehen haben, etwa wie das Plankton im Wasser, getragen und auch an ganz windstillen Orten (Wäldern etc.) verbreitet werden: hierfür befähigt die Spore der Basidiomyceten ihre Basidie und darin liegt — aus dem Vergleiche abgeleitet — ihr biologischer Wert.

---

[1]) An den Orten stärkerer Windströmungen wird die Ausbildung der zarten pilzlichen Differenzierungen wegen der trocknenden Wirkung stets beeinträchtigt sein.

Hiernach gewinnen wir folgende kurzgefaßte vergleichende Bewertung der wichtigsten Sporenverbreitungsorgane bei den Pilzen.

Sporenverbreitungsorgan		**Morphologisch** (nach Gestalt) bewertet	**Physiologisch** (nach Funktion) bewertet	**Biologisch** (nach Zweck) bewertet
Zoosporangium	bildet	Ciliensporen	Schwimmsporen	Wassersporen
Sporangium	bildet	Plasmasporen	Klebsporen	Luftsporen: Kontaktsporen
Askus	bildet	Schlauchsporen	Schleudersporen	Luftsporen: Zielsporen
Conidienträger	bildet	Trägersporen	a. Aggregatsporen b. Schüttelsporen	Luftsporen: Windsporen
Basidie	bildet	Basidiensporen	Fallsporen	Luftsporen: Schwebesporen

Über die Verbreitung der Sporidien bei den Rostpilzen.

Über die Verbreitung der verschiedenen Sporenformen der Uredineen hat sich in dem soeben erschienenen Buch über die wirtswechselnden Rostpilze H. Klebahn (Berlin 1904) in umfassender und klarer Weise geäußert. Während sich die Verbreitung der Äcidiosporen und der Uredosporen durch die Kraft des Windes erhlären läßt, kann nach Klebahn die Frage, wie die Sporidien verbreitet werden, kaum ganz befriedigend beantwortet werden. Klebahn sagt wörtlich: „Man kann zwar nicht zweifeln, daß sie in erster Linie vom Winde, vielleicht auch durch Tiere umhergetragen werden. Den Mechanismus ihrer Beförderung durch den Wind genau zu verstehen, macht aber doch einige Schwierigkeiten. Die Blätter oder Halme, welche keimende Teleutosporen tragen, befinden sich fast ausnahmslos am Boden; die Sporidien müssen also vom Winde zunächst gehoben werden. Nun scheinen die Conidienträger allerdings die Kraft zu haben, die Sporidien eine, wenn auch nur sehr kurze Strecke fortzuschleudern, sodaß der Wind sie nicht erst von ihrer Bildungsstätte abzulösen braucht. Aber trotzdem sind damit die Schwierigkeiten nicht ganz beseitigt, denn eine zu schwache Luftströmung wird nicht von genügender Wirkung, eine zu starke zu sehr vertrocknend auf die Teleutosporen einwirken und die Keimung hemmen.“

Die Schwierigkeiten bezüglich der Erklärung der Sporidienverbreitung werden nun beseitigt, wenn sie nach Art der Basidiensporen durch die feinsten Luftströmungen verbreitet werden können. Die Teleutosporen sind zumeist gestielt, und wenn sie keimen, dann bilden sie noch dazu eine lange Basidie, die Basidie wieder bildet fein zugespitzte Sterigmen, und diese erst tragen räumlich getrennt je eine Spore. Wenn man die Keimungsbilder der verschiedenen Teleutosporenbilder betrachtet, dann kann man nicht im Zweifel sein, daß der Basidienträger auch hier die für ihn charakteristischen Funktionen erfüllt. Der gleiche morphologische Bau ist nicht in erster Linie der Ausdruck

für verwandtschaftliche Beziehungen, sondern für die gleiche physiologische Funktion. Eine eigene ausreichende Wärmebildung werden die einzelnen keimenden Teleutosporen voraussichtlich nicht besitzen, also selbsttätig ihre Sporen auch nicht verbreiten können, dagegen wird zur Zeit ihrer Keimung infolge der Insolation der Erdoberfläche eine andauernde Luftströmung von dem Erdboden her für ihre Verbreitung stets vorhanden sein, so daß die Sporidien nicht bloß auf die höchsten Bäume, sondern auch unter Mitwirkung von Windströmungen auf sehr weite Entfernungen hin vertrieben werden können. So erklären sich die Beobachtungen Klebahns über die Verbreitung der Sporidien im Frühjahr, die er auf Seite 32 seines Werkes beschrieben hat.

Die Teleutosporen bleiben aber zumeist an den von ihnen befallenen Pflanzenteilen zu vielen Hunderten beisammen sitzen, und wenn sie gemeinsam keimen, dann haben wir ein primitives Basidien-Hymenium vor uns. Die Sporidien werden sich hier voraussichtlich nur dann ausgiebig verbreiten können, wenn das Hymenium sich an der Unterseite etwas erhöht liegender Pflanzenteile oder in mehr oder weniger senkrechter Lagerung befindet, z. B. an stehengebliebenen Halmen. Leider fehlte mir geeignetes Material, um dies experimental feststellen zu können, da die Teleutosporen erst nach der Überwinterung im Freien keimfähig sind. Nur bei einer Uredinee mit fruchtkörperartig zusammengestellten Teleutosporen, dem *Gymnosporangium juniperinum* Lk., habe ich prüfen und feststellen können, daß hier die Verbreitung der Sporen genau so wie bei den übrigen Basidiomyceten erfolgt. Der Zweig von *Juniperus Sabina* L., an dem sich die in der Sporidienbildung befindlichen gallertartigen Teleutosporenlager befanden, wurde unterhalb des Pilzlagers abgeschnitten, in eine Flasche mit Wasser gestellt und oberhalb des Gymnosporangiumlagers eine Etage aus weißen Papierscheiben in der bekannten Art (wie in Taf. VI Fig. 4) angebracht. Der Versuch wurde unter einem Glaszylinder in einem geschlossenen Schrank angesetzt, und schon am nächsten Tage waren sämtliche Blättchen innerhalb des Zylinders von den orangefarbenen Sporen bedeckt, woraus zu schließen ist, daß dieser Pilz sogar imstande ist, durch eigene Wärmebildung seine Sporidien zu verbreiten. Um die Temperaturerhöhung wirklich festzustellen, fehlte mir das genügende Material, doch hoffe ich, diese Versuche noch ergänzen und wie über die Prüfung der übrigen Uredineen noch später berichten zu können.

Wenn wir nach unseren neuen Gesichtspunkten die Biologie der Uredineen entsprechend vervollständigen, so gewinnen wir das folgende Bild: Die Teleutosporen sind erst nach der Überwinterung im Frühjahr keimfähig, wenn durch reichere Niederschläge die vorjährigen Pflanzenreste durchfeuchtet werden und die stärkere Erwärmung der Erdoberfläche die Keimung herbeiführt, wie das auch für andere Wintersporen, z. B. die Zygoten von *Sporodinia* etc., zutrifft. Jetzt werden bei feuchter warmer Witterung die Sporidien gebildet, von den Luftströmungen, die die erwärmte Erde erzeugt, emporgetragen und auf die Oberseite der eben entwickelten Blätter ab-

gesetzt, deren junge Epidermis sie in feuchter Luft mit den Keimschläuchen unmittelbar durchbohren können. Die Wirtspflanzen der Uredineen, welche von den Sporidien befallen werden, sind zumeist hochgewachsene Kräuter und Sträucher, oft auch hohe Bäume. An ihren befallenen Blättern bilden sich alsbald die Äcidienlager, deren große Aggregatsporen durch die Einwirkungen des Windes von den beweglichen Blättern aus auf das leichteste über weite Strecken, besonders auf die niedriger wachsenden Kräuter verbreitet werden können. In der gleichen Art sind nach Klebahn die Uredosporen durch den Wind übertragbar. Ganz rätselhaft sind noch die Pycnosporen. Da die von ihnen besetzten Pflanzenteile häufig einen auffallenden Honiggeruch verbreiten, ist es sehr wahrscheinlich, daß sie durch Insekten verbreitet werden. Da bei den Uredineen die Basidie im Verein mit den anderen Sporenformen bei ein und demselben Pilz vorkommt, so tritt hier ihre Funktion und ihre Bedeutung für die Infektion der Wirtspflanze den anderen Sporenformen gegenüber besonders klar zutage.

Die Wertungen der Sporenformen bei den Uredineen.

Gebräuchlicher Name	Morphologischer Wert	Physiologischer Wert		Biologischer Wert für die Verbreitung
		für die Verbreitung	für den Befall	
Teleutosporen	Chlamydosporen	Frühjahrssporen	Epidermissporenbildner	Überwinterungssporen
Sporidien	Basidiosporen	Fallsporen	Epidermissporen	Schwebesporen
Äcidien- und Uredosporen	Chlamydosporen	Aggregatsporen	Spaltöffnungssporen	Windsporen
Pycnosporen	Conidien	Riechsporen	Narbensporen (?)	Insektensporen ?

Der Sinn der Fruchtkörperbildung bei den Basidiomyceten.

Schon bei den Uredineen entsteht bei der Keimung ein primitives Hymenium, in dem die langen Protobasidien unregelmäßig und unverbunden nebeneinander stehen, sodaß die Basidiensporen trotz ihrer seitlichen Ausbildung in einen freien Raum herunterfallen können. Bei den Gymnosporangien und Endophyleen treten die Teleutosporen schon zu fruchtkörperartiger Verbindung zusammen.

Der Fortschritt nach Richtung der Autobasidiomyceten ist dahin zu verstehen, daß den nun an der Spitze gebildeten Sporen beim Abfallen nicht mehr die eigenen Basidien im Wege stehen, und daß die letzteren nicht nebeneinander, also in größerer Zahl gebildet werden können. Unter den Autobasidiomyceten finden wir die einfachsten Formen in der Familie der Tomentellen, bei welchen die Basidien dicht, aber noch unregelmäßig nebeneinanderstehen. So beschaffene Hymenien, die das Substrat als unregelmäßige formlose Häute überziehen, bildet die häufige Gattung

Corticium. Auch die *Corticium*formen[1]) verbreiten ihre Sporen bei richtiger Lagerung des Fruchtkörpers in geschlossenen Räumen wie die übrigen Basidiomyceten, doch ist die Bestreuung der Flächen eine verhältnismäßig geringe.

Die Bildung von regulären Fruchtkörpern finden wir erst in der Familie der Telephoreen, deren Basidien regelmäßig und dicht nebeneinander gestellt als echte Hymenien die Oberfläche der eigentlichen Fruchtkörper überziehen, die ihrerseits eine Mark- und Rindenschicht unterscheiden lassen. Eine sehr verbreitete Formenreihe unter den Telephoreen sind die Arten der Gattung Stereum, die auch schon selbständige, vom Substrate unabhängige Fruchtkörper ausbilden können. Sofern die Fruchtkörper dieser Pilze auf mehr oder weniger wagerechten Flächen wachsen, legen sie sich dem Substrate dicht an wie die *Corticium*formen und bilden häutige oder krustenförmige Überzüge; sie werden dann als resupinat bezeichnet. Sofern sie aber an senkrechten Flächen entstehen, treten in ihrem oberen Teile die Fruchtkörper selbständig über die Fläche hinaus und wachsen horizontal weiter. Sie zeigen dann dorsiventralen Bau, bilden eine mit einer dicken Haut überzogene Oberfläche und tragen auf der Unterseite auf einer ebenen und mehr oder weniger glatten Fläche das Hymenium. Hier werden die einfachsten Fruchtkörper gebildet, die denkbar sind, um dem Basidienhymenium unabhängig vom Substrat eine selbständige für die Sporenverbreitung geeignete Lage zu erteilen. Es war aber geboten, an einer Form der Gattung *Stereum* durch den Versuch klarzustellen, in welchen Lagen hier die Sporenverbreitung erfolgt. Hierzu verwendete ich *Stereum hirsutum*-Fruchtkörper mit ebenen Hymenium-Flächen. Es liegen dann dieselben Verhältnisse vor wie bei den losgelösten Lamellen der Agaricineen, und man kann die Prüfungen in der gleichen Art vornehmen, wie dies auf Seite 26 beschrieben wurde. Die Fruchtkörper wurden in allen nur möglichen Ebenen aufgestellt neben einer Etage aus schwarzem Papier unter einem entsprechend großen Glaszylinder. Es ergab sich hier dasselbe Resultat, wie bei den Lamellenversuchen, daß nämlich die Sporen nur dann verbreitet werden, wenn das Hymenium sich auf der Unterseite in wagerechten bis senkrechten Ebenen befindet, also immer dann, wenn die in der Richtung der Schwerkraft abfallenden Sporen in einen darunter befindlichen freien Luftraum gelangen. Wenn man sich eine ebene Fläche, auf der sich einseitig das Hymenium befindet, an einer Längskante drehbar befestigt denkt, sodaß demselben durch Drehung um die feste Achse jede mögliche Lage erteilt werden kann, so zeigt es sich, daß genau in der Hälfte aller denkbaren Lagen die Sporen verbreitet werden können und zwar entweder in der rechten oder in der linken Hälfte des durch eine lotrechte Ebene geteilten kreisförmigen Raumes. Die glatte Anordnung des Hymeniums

---

[1]) Geprüft wurde *Corticium cinerum* Pers., das auf der Rinde verschiedener Laubhölzer vorkommt.

bietet somit den Vorteil, daß in der Hälfte aller nur möglichen Lagen im Raume eine Sporenverbreitung erfolgen kann, falls unter dem Hymenium ein genügend hoher freier Fallraum vorhanden ist. Sie hat aber den Nachteil, daß auf einer verhältnismäßig großen Fläche nur wenige Sporen gebildet werden können, sodaß das Hymenium gezwungen ist, sich offen über weite Flächen zu verbreiten, wie wir dies auch bei den *Stereum*formen in der Natur stets beobachten. Auf kleineren Zweigen überziehen sie in resupinater Form die Unterseite und steigen beiderseitig genau bis zur Hälfte des kreisförmigen Umfanges empor. An dieser äußersten Kante, an der ein Anfallen der Sporen in einen freien Raum noch möglich ist, wird der Fruchtkörper selbständig und wächst beiderseitig in genau wagerechter Lage, sei es in unregelmäßigen Leisten oder in hutartigen Formen weiter. Das auf der Unterseite wagerechter Flächen befindliche Hymenium mit den direkt nach unten gekehrten Basidien kann seine Sporen natürlich am besten herunterfallen lassen und ist auch ohne Fruchtkörper zugleich gegen Regen etc. geschützt. An Baumstämmen und größeren Holzteilen, die meist nur wagerechte, d. h. seitliche Flächen besitzen, treten die Fruchtkörper gewöhnlich nur in ihrer selbständigen Form auf, meist viele etagenförmig übereinander gestellt, aber stets so weit voneinander entfernt, daß die Sporenverbreitung ungehindert stattfindet, ähnlich wie in Fig. 5 auf Taf. IV. In dieser etagenförmigen Anordnung an seitlichen Flächen ist die größtmögliche Verbreiterung der Hymeniumfläche in einem begrenzten Raum bei ungehinderter Sporenverbreitung am besten realisiert. Die Entstehung der Fruchtkörper grade an den Seitenflächen, eventuell an der freiliegenden Unterseite dürfte durch Einstellung auf eine bestimmte Lichtintensität, die weitere Ausbildung der selbständigen Fruchtkörper in wagerechten Ebenen aber durch plagiotrope Einstellung auf den Schwerkraftsreiz herbeigeführt werden. So kann es vorkommen, daß sich ein Fruchtkörper unter dem Einflusse einer gewissen Lichtwirkung auch auf der Oberseite horizontaler Flächen ausbildet, wo der stiellose Fruchtkörper nicht befähigt ist, die Sporen zu verbreiten. Hier liegen auch schon Beobachtungen von Sachs[1]) vor, daß solche Fruchtkörper, die, wie wir jetzt wissen, ihre Sporen doch nicht verbreiten können, überhaupt kein Hymenium ausbilden. Auch Goebel[2]) ist das merkwürdige Verhalten der Fruchtkörper von *Stereum* aufgefallen, und er hat Beobachtungen über ihre abweichende Ausbildung in den verschiedenen Lagen mitgeteilt.

[1]) Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeit aus dem botanischen Institut in Würzburg, 2. Bd., S. 252. Sachs fand Telephoreen auf einer Holzwalze. Die auf der Oberseite liegenden Fruchtkörper hatten aber kein Hymenium entwickelt, dasselbe trat nur auf der freien Unterseite der horizontal abstehenden Hüte auf.

[2]) Goebel beschreibt das Verhalten von *Stereum hirsutum*, welches er auf einem Erlenstamm beobachtete, Flora 1902, S. 471: Es sei hier besonders auf das auf Seite 475 gegebene Schema hingewiesen. Goebel nimmt an, daß die verschiedene Intensität der Beleuchtung die verschiedenartigen Ausbildungen in den verschiedenen Lagen herbeiführt.

Es gibt aber nur wenige Formen unter den Basidiomyceten, welche ein glattes Hymenium besitzen. Jede Basidie bildet nur vier Sporen, und wenn sie auch noch so eng nebeneinandergestellt sind, so können auf der verhältnismäßig großen Fläche eines mit großem Materialaufwande gebauten Fruchtkörpers doch nur wenig Sporen gebildet und verbreitet werden. Es ist deshalb bei der Ausbildung der Fruchtkörper das Bestreben vorhanden, die basidientragende Oberfläche weiter zu vergrößern und so die Zahl der Sporen, welche auf einer bestimmten Fläche, „verbreitbar" gebildet werden können, zu vermehren. Alle Möglichkeiten, die zu einer solchen Vergrößerung der Oberfläche führen, finden wir nun in der Ausbildung der Hymenophore bei den verschiedenen Pilzformen in solcher Vollendung und Regelmäßigkeit realisiert, daß die letzteren die wichtigsten Merkmale für die Charakteristik und Unterscheidung der größeren Familien abgeben.

Die einfachste Art, die Oberfläche zu vergrößern, besteht in dem leistenförmigen Hervortreten der hymeniumtragenden Fläche, wie es wohl am schönsten bei den Fruchtkörpern von *Merulius lacrymans* zu sehen ist. Die Figur 3 der Tafel IV ist die Photographie eines kleinen Fruchtkörpers, dessen wulstartige Vorsprünge zum Teil noch in der Entwicklung begriffen sind und uns zeigen, wie hier in primitivster Art die Oberfläche des Hymeniums vergrößert wird. Die meisten Basidien sind nun aber an den Innenflächen der leistenförmigen Vorsprünge in wagerechter Lage angeordnet, und wir wissen ja schon, daß bei dieser Stellung die auf langen feinen Sterigmen über die Fläche emporgetragen Sporen ebensogut nach unten abfallen und sich verbreiten können, wie die an senkrecht nach unten gestellten Basidien gebildeten Sporen. Bei solcher Anordnung der Basidien kann aber der Fruchtkörper selbst seine wagerechte Stellung nach Richtung der senkrechten hin nicht mehr beliebig verändern, da sonst die meisten abfallenden Sporen auf das gegenüberliegende Hymenium fallen und ihre Verbreitung einbüßen würden. Wir können schon hier den Satz ableiten, daß bei einer Vergrößerung der hymeniumtragenden Fläche durch Ausbildung von Leisten etc. der Fruchtkörper sich normal nur noch in einer Ebene — der wagerechten —, die senkrecht verläuft, zur Fallrichtung der Sporen (mit nach unten gerichtetem Hymenium) entwickeln kann, um die Sporen verbreiten zu können.

Die Pilze mit dergestalt differenzierten hymenialen Flächen sind also gezwungen, ihre Fruchtkörper immer nur auf der freiliegenden Unterseite flächenförmiger Körper auszubilden. Es ist nun interessant zu verfolgen, wie z. B. die Fruchtkörper von *Merulius* ihre charakteristische Differenzierung in der Tat nur in dieser Lage erhalten, wie schon ihre Anlage deshalb an solchen Stellen in der Natur vorzugsweise erfolgt, und wie die Gestaltung der hymeniumtragenden Fläche bei Veränderung dieser räumlichen Lagerung entsprechende Abänderungen erfährt, die immer darauf hinzielen, daß die Sporenverbreitung ermöglicht wird. Der botanische Garten in Breslau ist an seiner Südseite eine Strecke von vielen Metern weit von einem Holzzaun begrenzt, der in der ganzen Ausdehnung vom Hausschwammmycel befallen

ist. Im Spätherbst feuchter Jahre treten im ganzen Verlaufe des Zaunes die Fruchtkörper des Pilzes auf. Der Ort ihrer Bildung ist ausnahmslos derselbe, da wo ein viereckiger Querbalken, der die Bretter zusammenhält, eine nach unten gekehrte wagrechte ebene Fläche darbietet, und von hier aus verbreiten sich Fruchtkörper noch eine Strecke weit nach unten auf die senkrechten Brettflächen, wie dies die Photographie eines Abschnittes des Zaunes im Bilde 1 auf Tafel IV veranschaulicht. Wenn wir hier nun einen Fruchtkörper vorsichtig ablösen und ihn näher besehen, — siehe Tafel IV Fig. 2 — dann finden wir nur diejenigen Teile des Fruchtkörpers mit weit vorstehenden Leisten normal ausgebildet, die auf der wagerechten Unterseite des Balkens angewachsen waren, dagegen tragen die senkrecht gebildeten Häute ein flaches Hymenium, auf dem die Leisten nur noch in den Umrissen zu erkennen sind[1]), sodaß auch hier die Sporen von den meisten Basidien herunterfallen und verbreitet werden können. Damit die Fruchtkörper sich nun immer an solchen Stellen bilden können, die eine normale Ausgestaltung des Hymeniums zulassen, haben sich die fruktifizierenden Mycelien offenbar so eingestellt, daß eine gewisse Lichtintensität, wie sie an Orten mit dauerndem Schatten, also an den Unterseiten freiliegender Körper, vorherrscht, als auslösender Reiz für die Fruchtkörperbildung wirksam ist, wie bei *Stereum*. In der freien Natur wird die für diese Fruchtkörperbildung maßgebende Einstellung den Pilz stets richtig orientieren; in den Bauten wird sie des öfteren versagen, dort wird z. B. in dunklen Lagerräumen dauernder Schatten auch an der Oberfläche des Holzwerks vorhanden sein und die Bildung des Fruchtkörpers veranlassen[2]). An einem solchen Orte fand ich einen großen kreisrunden Fruchtkörper, der auf der Oberseite ein reguläres Hymenium ausgebildet hatte, das die Sporen natürlich nicht verbreiten kann. Anstatt der Falten bildeten sich hier aber kleine warzenartige oder krause Erhöhungen aus, die das Hymenium tragen — Fig. 4 Tafel IV. — Ein solcher Fruchtkörper ist nun kaum noch zu unterscheiden von *Coniophora cerebella* Alb. et Schwein., einem ebenfalls holzzerstörenden resupinaten Basidiomyceten, welcher die hymeniale Fläche r e g u l ä r durch kleine Vorwölbungen erweitert. Fig. 6 Tafel IV. *Coniophora* findet man aber auch in der freien Natur schon oft auf der Oberfläche des höckrigen Erdbodens, und wenn man von dem Pilz befallenes Holz dicht unter die Erdoberfläche legt, dann kann man die Fruktifikation des Pilzes leicht auf der Oberfläche des Erd-

[1]) Schon hier sind die sekundären Ausgliederungen der Hymenophore auf den Schwerkraftsreiz positiv eingestellt und bilden sich nur unter seiner Einwirkung normal aus, während die primären glatten Hymenienträger sich in beliebigen Lagen, also unabhängig von der Schwerkraft, entwickeln.

[2]) In Reinkulturen erfolgte normale Fruchtkörperbildung von *Meruleus* in weithalsigen, mit Nähr-Agar gefüllten Kölbchen, die am 4. August geimpft wurden, bereits am 30. Oktober meist an den Stellen, wo das aufgeklebte Etikett den Schatten im Innern herbeiführte. Hier bildeten sich die Falten auch in senkrechter Lage und richteten sich dann auch nach unten; selbst auf der Oberseite fanden sich oftmals normale Falten.

bodens künstlich herbeiführen. Hier vermag sich der Pilz allen Unebenheiten anzuschmiegen, und es entstehen senkrechte Flächen von solcher Tiefe, daß nun die Sporenverbreitung auch von der Oberfläche her erfolgen kann. Die Luftströmungen, die von der Erdoberfläche ausgehen, und zugleich die von den Fruchtkörpern selbst gebildeten, erfassen die Sporen, bevor sie den Boden berührt haben. Wenn wir diese Entwicklungsrichtung hier noch gleich verfolgen, dann ist es unschwer, an *Coniophora* die auf der Erde wachsenden Formen der Gattung *Telephora* anzuschließen, von denen *T. terrestris* und *laciniata* sich in Lamellen, *T. palmata* aber bereits auf einem Stiele so weit von der Oberfläche erheben, daß die vorzugsweise in den oberen Teilen gebildeten Basidiensporen selbsttätig verbreitet werden. In den Clavarieen erreicht dann diese Entwicklungsrichtung ihren Höhepunkt[1]).

Die auf ebenen Flächen wachsenden Fruchtkörper von *Coniophora* können, wie Versuche ergeben, ihre Sporen noch verbreiten, wenn das Hymenium sich auf einer beliebig gerichteten Unterseite oder an den Seitenflächen entwickelt, etwa wie *Stereum*. Werden aber die warzenartigen Hymenophoren größer, dichter und gleichmäßiger, stachelartig oder kammförmig wie bei den Formen der Hydnaceen, dann können sie sich nur noch an der Unterseite einer mehr oder weniger wagerecht gestellten Fläche ausbilden; und wenn von ganz regelmäßig gebildeten Stacheln oder Kämmen alle Sporen frei herunterfallen sollen, dann müssen diese sekundären Ausgliederungen genau lotrecht angeordnet sein. Es kann hieraus der Satz abgeleitet werden, daß alle als Stacheln, Kämme, Poren und Lamellen differenzierten Hymenophore stets streng positiv orthotrop-geotropisch eingestellt sein müssen.

Wenn die unregelmäßigen Hymenophore eines in normaler Lage gewachsenen Fruchtkörpers von *Merulius* — Tafel IV Fig. 3 — seitlich etwas regelmäßiger miteinander verwachsen, dann bilden sie gewundene Gänge oder röhrenförmige Erhebungen, wie sie die große Familie der Polyporeen charakterisieren. Die einfachsten Formen sind auch hier resupinat und vermögen, soviel man bis jetzt wußte, keine selbständigen Fruchtkörper zu bilden. Resupinate Arten gibt es in der Gattung Hydnum aus der Familie der Stachelpilze, in der Gattung Polyporus unter den Röhrenpilzen, und in meinen Basidiomycetenreinkulturen habe ich aus einer oidienartigen Nebenfruchtform einen Pilz kultiviert, der direkt auf dem Substrat in Lamellen fruktifiziert. Die bei uns häufigen resupinaten Polyporeen mit rein weißen Poren gehören wohl meist zu *Polyporus vaporarius* Pers., der ebenso häufig wie *Merulius* vorzugsweise auf bearbeiteten Hölzern auftritt, die ja in ihrer künstlichen Lagerung am ehesten die notwendigen nach unten gerichteten Flächen für ein resupinates Wachstum darbieten. Ich habe diesen Pilz

---

[1]) Geprüft wurden *Clavaria flava* Schaeff. und *Sparassis ramosa* Schaeff. und festgestellt, daß sie ihre Sporen ebenso wie die Hutpilze verbreiten.

ebenso wie den *Merulius lacrymans* seit einigen Jahren auf kleinen viereckigen Klötzchen der verschiedenen Hölzer kultiviert. (Reinkulturen aus den Basidiensporen.) Da in jeder Kultur nach bestimmter Zeit die Fruktifikation eintritt, konnte die verschiedene Fruchtkörperbildung in den verschiedenen Lagen studiert werden. Die normale Ausbildung der Röhren erfolgt, wie abgeleitet, nur auf der Unterseite des hohl gelegten Substrates, Fig. 5 u. 6 Tafel V [1]). Die Fruchtkörperbildung an den senkrechten Seitenflächen der Klötzchen zeigt die Figur 7, und wir sehen, wie die Röhren nicht mehr senkrecht der Fläche des Fruchtkörpers aufsitzen, sondern, der Einwirkung der Schwerkraft folgend, parallel zu ihr verlaufen. Hier ist es besonders deutlich, wie die Hymenophore in ihrer Orientierung im Raum unabhängig vom Fruchtkörper sind und sich stets in die Richtung der Schwerkraft stellen, damit die Sporen aus ihnen herausfallen können. Die seitlich verlaufenden Röhren sind außerdem lang gestreckt und nach außen zumeist offen, sie bilden hier ein ziemlich ebenes Hymenium, das in solcher Orientierung die Sporen ebenfalls verbreiten kann. Indem so lange Röhren nebeneinander gebildet werden, entstehen primitive konsolenartige Fruchtkörper, wie sie in ähnlicher Art häufig angetroffen werden. Aber auch auf der Oberfläche kann wie bei *Merulius* unter den abnormen Bedingungen in geschlossenen Kulturen ein Fruchtkörper zur Ausbildung gelangen; einen solchen zeigt die Photographie 8 aus einer vier Monate alten Holzkultur. Die Hymephore werden *Daedalea* ähnlich und wachsen hier, wenn sie ungestört stehen bleiben, blätterartig weiter nach oben, sodaß die Bildungen wie zwerghafte Sparassisfruchtkörper aussehen. In der feuchten Luft der Kulturgefäße wachsen die Hymenien nachträglich vegetativ aus und füllen die Höhlungen von unten her aus, wodurch schließlich dicke Mycelpolster entstehen.

Am interessantesten ist aber das Verhalten einer anderen Polyporeenart, die, wie ich glaube, den *Polyporus hirsutus* Wulff., den *Polyporus adustus* Fr. und *Daedalea unicolor* Bull.[2]), alle mit eigentümlich grauen Röhren, in sich vereinigt und die, ähnlich wie *Stereum*, neben der resupinaten Form noch selbständige über das Substrat hinauswachsende, dorsiventral gebaute Fruchtkörper ausbildet. Die Vielgestaltigkeit, in der dieser Pilz auftreten kann, läßt sich auch hier nur verständlich machen, wenn wir die Wertungen der Basidie im Auge behalten.

1. Wenn man das von diesem Pilz befalllene Holz in beliebige Stücke spaltet, dann kann nach einiger Zeit unter den geeigneten Bedingungen auf jedem beliebigen Teilstück Fruchtkörperbildung erfolgen, doch nur die

[1]) Wenn man den Fruchtkörper mit dem Messer entfernt und das Substrat in die ursprüngliche Lage zurückbringt, dann erscheinen die Röhren an derselben Stelle in kurzem von neuem direkt auf dem Substrat aber in labyrinthartiger Anordnung ähnlich wie bei *Daedalea* (Fig. 6 Tafel V).

[2]) Schroeter hat bereits darauf hingewiesen, daß *Polyporus hirsutus* und *Daedalea unicolor* vielleicht zusammengehören.

resupinate Form. Die Röhren bilden sich auf einer ganz dünnen Mycelhaut, oft auch unmittelbar auf dem pilzdurchwachsenen Holze. Sie bilden sich aber nur auf der Unterseite, sehr selten an senkrechten Flächen mit langgestreckten, zum Teil offenen Röhren wie in Figur 6. Solche in künstlicher Kultur ebenso leicht wie im Freien zu beobachtende Fruchtkörper auf der Unterseite des gespaltenen Holzes zeigt die Fig. 2 der Tafel V. Hier verlaufen sie ohne Umgrenzung auf der ganzen Fläche mit sehr flachen grauen Röhren, die bei hohler Lage sogleich keimfähige Sporen in großen Mengen in den Raum verbreiten. Fig. 3, im Freien gewachsen, zeigt die Fruchtkörper in kleinster, aber begrenzter Form mit einem strahligen Mycelhof und bedeutend längeren Röhren, Fig. 4 denselben Bildungstypus auf einem schief nach unten gelagerten Brett, sodaß die Röhren fast parallel zum Fruchtkörper und zum Teil langgestreckt verlaufen wie in Figur 6.

2. An den senkrechten Flächen lebender Bäume, an Baumstümpfen oder an größeren berindeten und einseitig in die Erde gestellten mit dem Pilze infizierten Holzklötzchen entsteht die Konsolenform, wie wir sie bei vielen stiellosen Polyporeenfruchtkörpern so häufig antreffen. Fig. 1 Tafel VI zeigt diese Fruchtkörper in der Aufsicht an den Vertikalflächen eines Baumstumpfes.

3. Dieser Pilz vermag nun auch auf der Oberseite ebener Flächen, hier auf dem Baumstumpfe — Fig. 1 derselben Tafel — Fruchtkörper zu bilden, die ihre Sporen in den Raum verbreiten können. Wir sehen auf dem Bilde, wie der Pilz dies ermöglicht. Er bildet zunächst formlose Mycelpolster, und aus diesen differenzieren sich — vorn im Bilde sichtbar — kleine dorsiventral gebaute muschelförmige Gebilde, die sich durch Wachstum am Rande vergrößern und bald ohr- bald trichterförmig auswachsen. An demselben Bildungsorte, auf gleichem Substrat läßt derselbe Pilz seine gleichzeitig gebildeten Fruchtkörper an senkrechten Flächen genau horizontal, auf wagerechten schräg nach oben wachsen, sodaß in jedem Falle die Basidien so gelagert sind, daß ihre Sporen verbreitet werden können.

In welcher Art auch der Pilz diese verschiedene Einstellung herbeiführt, wir sehen hier besonders deutlich, daß Sinn und Ursache der verschiedenen Fruchtkörperbildungen bei den Basidiomyceten sich nur aus den physiologischen und biologischen Wertungen ergeben, welche den Organen zugrunde liegen. Nicht der Stoff bedingt die Form und nicht die Kraft die Funktion der Lebewesen, vielmehr sind beide nur die Hilfsmittel, deren sich der Organismus je nach Umständen bedient, um seine Wertungen zu realisieren.

Wir sehen aber an diesem Beispiele zugleich auch, wie schwierig es für einen solchen Pilz sein muß, unter den so wenig differenten Verhältnissen die verschiedene Einstellung herbeizuführen, um sein röhrenförmiges Hymenium stets richtig zu lagern. Derselbe Schwerkraftsreiz muß die Hymenophore in der Richtung nach unten (positiv-othotrop), die übrige Fruchtkörpersubstanz

an den Seitenflächen horizontal (plagiotrop), an der Oberfläche schief nach oben richten; vielleicht sind auch noch die Basidien plagiotrop[1]).

Da die meisten Pilze auf der Erde leben, woselbst sich nur Oberflächen darbieten, müssen sie danach streben, ihre Hymenophore vom Substrat ganz unabhängig zu machen und es selbst soweit in die Höhe zu heben, daß die Sporen die nötige Fallhöhe erhalten: dazu bilden sie ein neues Organ, den Stiel. Dieser ist, wie Sachs (l. c.) bereits festgestellt hat, negativ geotropisch eingestellt, wodurch er sich selbst stets aufrecht und den rechtwinkelig aufgesetzten Hut horizontal stellt. Die so durch den Stiel bedingte Unabhängigkeit des Pilzes von den zur Befestigung der Fruchtkörper geeigneten Flächen demonstriert das biologische Bild Fig. 1 Tafel IV. In dem Holz des Zaunes lebt außer dem *Merulius*-Mycel dasjenige von *Naucoria amara* Bull. Während der *Merulius*fruchtkörper nur an der Unterseite des Querbalkens wachsend seine Sporen verbreiten kann, ist der Hutpilz an jeder beliebigen Stelle dazu befähigt. Die Bildung erfolgt hier an der Oberseite des Querbalkens, dort, wo ein aufgelegter Ziegelstein eine feste Verankerung ermöglicht. Der gestielte Pilz verliert aber die Fähigkeit, die vorteilhafte versteckte Lage der Unterseite des Querbalkens auszunutzen. Dies kann uns zeigen, daß ein weniger differenzierter Pilz seinen speziellen Lebensbedingungen vollkommener angepaßt ist (und auch später entstanden sein kann) als ein beliebig höher organisierter und daß höher und niedriger stehende Lebewesen sich in ihren Fähigkeiten vorteilhaft ergänzen.

Ein Stiel kann aber nur einen räumlich sehr begrenzten Fruchtkörper emporheben. Er wird zentral am sichersten getragen, und damit er sich allseitig im Gleichgewicht befindet, wird die runde Gestalt die zweckmäßigste sein. Die Vergrößerung der hymenialen Fläche auf dem gegebenen beschränkten Raum, doch so, daß jede Spore frei nach unten abfallen kann, führt mit Notwendigkeit zu den Formgestaltungen, die wir in den gestielten Blättern, Röhren- und Stachelpilzen in der Natur in größter Vollkommenheit ausgebildet sehen. Die Bildung der Oberhaut als Regen- und Wärmeschutz ist ohne weiteres verständlich, ebenso ist die biologische Bedeutung der Markschichten als Isolations- und Nährgewebe bereits besprochen worden.

Die Fruchtkörperbildung bei den Basidiomyceten liegt somit als ein sinnvolles organisches Geschehen[2]) in allen Einzelheiten klar vor unseren Augen.

---

[1]) Leider bildet der Pilz diese Fruchtkörper nur an natürlichen stabilen Standorten, in der Kultur erhielt ich stets die resupinate Form. Grade dieser Pilz würde zu Versuchen über die verschiedene Einwirkung des Schwerkraftsreizes besonders geeignet sein.

[2]) Ihre Form ist der zweckmäßigste Ausdruck für ihre Funktion, die Funktion die sinnvolle Betätigung für ihre Lebensaufgabe. Was uns hier sinnvoll und zweckmäßig erscheint, braucht aber nicht vorausgewollt und zielstrebig entstanden sein. Da jedes Organ mit dem Gesamtorganismus in direkten Beziehungen steht, die uns am besten aus den Correlationserscheinungen bekannt geworden sind, so kann die weitere Ausgestaltung vielgebrauchter Organe im Sinne der in ihnen schon vorhandenen physiologischen und biologischen Wertungen als die Folge von rein kausal verlaufenden Reaktionen und Einstellungen gedacht werden.

Sie erfolgt fortschreitend in der einzigen Richtung, die Wertungen, die in der Basidie geschaffen sind, immer vollkommener zur Betätigung zu bringen. Diese müssen deshalb auch als die wahren Ursachen der neuen Differenzierungen angesprochen werden.

Die sogenannten Hutpilze sind diejenigen Organe der Basidiomyceten, die lediglich die Funktionen haben:

1. möglichst vielen Basidien selbständig die für die Bildung von Fallsporen zweckmäßigste Anordnung und Lagerung im Raum zu erteilen und
2. Luftströmungen zu erzeugen, die eine selbsttätige Weiterverbreitung der Fallsporen in den umgebenden Luftraum herbeiführen[1]).

Die ökogenetische Weiterentwicklung der Basidiomyceten-Fruchtkörper und der Wertverlust der Basidie.

Die Untersuchungen in dem Kapitel über den biologischen Wert der Basidie zeigen uns, daß die verschiedene typische Organisation der Fruktifikationsorgane bei den Pilzen nur durch die verschiedenen Lebensverhältnisse bedingt erscheint, unter denen die Sporenverbreitung erfolgen muß. Die höchsten Pilze, die Basidiomyceten, welche den kompliziertesten Sporenverbeitungsapparat bilden, gehen auf die einfachste Oidienbildung zurück, sofern sie unter den entsprechend veränderten Lebensbedingungen existieren. Auch diejenigen Abweichungen in der Gestaltung, die innerhalb der verschiedenen Typen auffällig hervortreten, lassen sich wieder auf ganz besondere Lebensverhältnisse zurückführen, wie dies für *Sporidinia grandis* (l. c.) und für *Collybia tuberosa* (l. c.) bereits geschehen ist.

Wenn wir nun eine im Laufe der Entwicklung entstandene und erblich fixierte funktionelle und gestaltliche Einstellung auf ganz bestimmte Lebensbedingungen als Anpassung bezeichnen, dann erweist sich jede charakteristische Funktion und Gestalt als ein zweckmäßiger und natürlicher Anpassungsausdruck, und es repräsentiert dann gleichsam jede Pilzart in den Charakteren der Gattung ererbtes, in denen der Art selbsterworbenes organisches Geschehen.

Gibt es aber bei den Pilzen keine anderen als Anpassungscharaktere, dann kann es auch keine andere Entwicklungsrichtung geben als die durch Anpassungsvorgänge hervorgerufene. Wenn wir eine lebendige Substanz voraussetzen, welche die Eigenschaft besitzt, mit den Kräften der Aussenwelt (etwa wie eine brennende Substanz, aber ohne sich zu ver-

[1]) Ausser den in der Arbeit bereits genannten Formen ist die selbsttätige Sporenverbreitung noch bei folgenden Arten konstatiert worden: *Hydnum imbricatum* L., *Polyporus versicolor* L., *Polyporus zonatus* Fr., *Polyporus hispidus* Fr., *Lenzites saepiaria* Wulf., *Boletus scaber* Bull., *Boletus subtomentosus* L., *Boletus bovinus* L., *Lentinus squamosus* Schaeff., *Cantharellus cibarius* Fr., *Marasmius alliatus* Schaeff., *Gomphidius glutinosus* Schaeff., *Lactaria deliciosa* L., *Russula emetica* Schaeff., *Derminus tener* Schaeff., *Amanita umbrina* Pers., *Naucoria amara* Bull., *Tricholoma equestre* L., *Armillaria mellea* Fl. Dan., *Collybia velutipes* Curt., *Lepiota mucida* Schrad.

zehren)[1]) im Sinne ihrer stetigen Vermehrung in Reaktion zu treten[2]) und die durch die Reaktion allmählich gezeitigten Einstellungen zu fixieren und zu vererben, dann fragt es sich, ob die Fortschritte in der Organisation der Basidiomyceten lediglich durch solche Anpassungsvorgänge erklärt werden können.

Im vorigen Kapitel haben wir bereits gesehen, wie neue zweckmäßige Anpassungszustände entstehen, indem ein neues Organ, die Basidie, die Ausbildung weiterer Organe zur Folge hat, bis die in ihr vorhandenen Wertungen in den Formen der Hutpilze zum vollkommensten Ausdruck gelangt sind, — doch ist hiermit der Abschluß in der Entwicklung der Basidiomyceten noch nicht erreicht.

In allen systematischen Werken finden wir als letzte Abteilung unter den Basydiomyceten eine große Anzahl von Formen, die ihre Hymenien nicht mehr frei an der Luft ausbreiten und ihre Sporen nicht mehr in der beschriebenen Art verbreiten, bei denen die Basidie also ihre alten Wertungen verloren hat. Dies sind die Familien I. der Phalloideen, der Hymenogastreen, der Sclerodermaceen und Tylostomeen und II. der Lycoperdaceen, die alle auch als Gasteromyceten zusammengefaßt werden. Um auch diesen Wertverlust der Basidien zu verstehen und damit den natürlichen Abschluß unserer Untersuchungen zu erreichen, ist es nun noch erforderlich, die Hutpilze auf ihrem letzten Entwicklungsgange im Sinne der obigen Fragestellung (des dritten Absatzes) zu verfolgen.

Mit der Entwicklung der Hutpilzformen sind zwei neue Organbildungen entstanden:

I. Die nährstoffführenden Gewebe, welche die Wärmebildung herbeiführen,

II. die differenzierten Hymenophore, auf denen die Basidien in größter Anzahl auf engstem Raume zusammen angeordnet werden.

A. In diesen Neubildungen ist nun die Befähigung zu neuen Einstellungen enthalten mit den bereits vorhandenen Kräften der Umgebung, und sie werden so die Veranlassung zu weiteren Anpassungsvorgängen.

ad I. Die Aufspeicherung von Nährstoffen, welche der Verbrennung dienen, hat zur Folge, daß sich Tiere einfinden, welche den nährstoffführenden Geweben nachstellen. Das lebendige Protoplasma der Pilze ist von jetzt ab genötigt, mit den Tieren in Reaktion zu treten. Die Reaktion

---

[1]) Jeder Lebensvorgang ist mit einem Verbrennungsprozeß (Atmung) verbunden; doch läuft gleichzeitig stets eine Reduktion (Assimilation) nebenher, die in allen Fällen mehr Energie und Stoffe binden kann, als die Oxydation entläßt; daher tritt kein dauernder Gleichgewichtszustand ein, sondern eine Weiterentwicklung. (Perpetuum mobile.)

[2]) Die Überzeugung von der Fähigkeit des lebendigen Protoplasmas der Pflanzen, mit den Kräften der Umgebung, den Schwerkrafts-, Licht- etc. Reizen zweckmäßig zu reagieren, ist soweit durchgedrungen, daß soeben auf dem Naturforschertage in Breslau von Haberland verkündet wurde, daß auch die Pflanzen „Sinnesorgane“ besäßen! Das Protoplasma beliebiger Zellen besitzt nämlich die Fähigkeit, Reize zu percipieren und im Sinne einer Einstellung zu reagieren.

erfolgt aber stets im Sinne ihrer Erhaltung und Weiterentwicklung, und so kommen folgende Einstellungen zustande:

1. Der Angriff der Tiere ist der Erhaltung der Art schädlich. Hier bildet der Pilz Giftstoffe, welche speziell gegen diese schädigenden Tiere gerichtet sind [1].

2. Die Tiere werden der Verbreitung der Art nützlich. Dies kann in zwiefacher Art geschehen.

2a. Insektenmaden. Indem diese sich in den nährstoffreichen Geweben entwickeln, führen sie eine erhöhte Wärmebildung herbei und begünstigen dadurch die weitere Verbreitung der Sporen. Die gegenseitige Einstellung erfolgt deshalb dahin, daß diese Pilze, wie wir gesehen haben, ihre nährstoffführenden Gewebe vermehren, während die Tiere sich für den Befall der jungen Fruchtkörper besonders organisieren. Das Resultat dieser Einstellungen ist wieder ein zweckmäßig erscheinender Anpassungszustand.

2b. Die Pilze werden zwar von Tieren ganz gefressen, aber die Sporen passieren den Tierleib ungeschädigt und erfahren auf diesem Wege durch die Tiere eine bessere Verbreitung als durch den Mechanismus der Hutpilze. In diesem Falle ist die Ausbildung des Hymeniums in der charakteristischen Art nicht mehr notwendig, und die Wertungen der Basidie kommen nicht mehr zur Geltung. So beginnt die Entwicklung nach Richtung der Hymenogastraceen und Sclerodermaceen. Die Fruchtkörper bleiben geschlossen, die Sporen werden auf den beliebig gestellten Basidien meist zu mehreren ausgebildet, die nährstoffführenden Gewebe aber bleiben bestehen. Unter den Secotiaceen sind in der Gattung Gyrofragmium noch Übergangsformen von den Agaricineen, in der Gattung Polyplocium solche von den Polyporeen erhalten geblieben. Der Stiel wird zur Columella, die Lamellen zu Tramaplatten etc. Bei den Hysterangiaceen sind die Tramaplatten noch strahlig, die Columella noch zum Teil vorhanden, während bei den Hymenogastraceen beides nicht mehr zutrifft. Die Fruchtkörper treten bei diesen Formen schließlich überhaupt nicht über die Erdoberfläche hervor, indem sie (durch Ausbildung besonderer Riechstoffe etc.) sich nur noch von denjenigen Tieren finden lassen, welche die Verbreitung am besten besorgen. Bestimmte Pilze, die am besten durch Tiere verbreitet werden, und bestimmte Tiere, die sich von den Pilzen gut ernähren können, stellen sich im Laufe der Entwicklung immer mehr aufeinander ein, und so kommen weitgehende Anpassungszustände zustande.

Während hier zumeist eine Anpassung an Säugetiere vorliegt, ist in der Familie der Phalloideen unzweifelhaft eine solche an bestimmte Insekten erfolgt, die durch auffällige Farbe und intensive Gerüche angelockt werden und die Sporen verschleppen.

ad II. Die Ausbildung der auf einen bestimmten Raum zusammengehäuften Sporenmengen bietet andrerseits für ihre Verbreitung durch den Wind ganz

[1]) Die Giftstoffe der Pilze sind nur den Säugetieren, nicht aber z. B. den Maden gefährlich.

besondere Vorteile dar. Die Hutpilze sind, besonders wo sie aus dem Walde heraustreten, den Strömungen des Windes ausgesetzt, und Formen, wie Gyrofragmium, die sich bereits in dem Stadium des Überganges befanden, mögen für die Einstellung auf diese Kraft die erforderliche Reaktionsfähigkeit besessen haben. So entsteht die Familie der Lycoperdaceen, bei denen die zusammengehäuften Basidiensporen in verstäubbarer Form dem Winde dargeboten werden. Bis zu welcher Vollkommenheit auch nach dieser Richtung hin die Organisation für die Verbreitung durch den Wind vorgeschritten ist, das soll uns *Lycoperdon pyriforme* im Bilde 6 auf Tafel II zeigen. Dieser Pilz kommt an offenen Waldstellen vor und bietet im Reifezustand dem Winde eine breite faserige Fläche dar, die einen schier unerschöpflichen Sporenvorrat beherbergt. Die Verteilung der Sporen in dem sogenannten Capilitium ist hier eine so vollkommene, daß der Wind monatelang herüberstreichen kann, ohne den Sporenreichtum zu erschöpfen. Wie großartig der Wind die Sporenverbreitung besorgt, davon kann man sich ein Bild machen, wenn man selbst andauernd herüberpustet und jedesmal die Staubwolken feinst verteilter Sporen davonfliegen sieht.

Wir sehen, wie in der Familie der Gasteromyceten die Basidie ihre Funktionen und Wertungen längst vollständig verloren hat und doch ihre Gestalt soweit bewahrt, sodaß kein Systematiker über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Reihe im Zweifel war: Die Gestalt ist demnach das konservative Element in der Entwicklung und bleibt in den Organismen (wenn auch nur in der Ontogenese) soweit erhalten, daß die vergleichende Morphologie uns die Entwicklungsgeschichte und die Stammbäume der Lebewesen ableiten konnte. So erlangt die Gestalt noch historische Bedeutung, nachdem sie ihre Wertungen längst verloren hat.

B. Mit der Bildung der nährstoffreichen Hutpilze (I und II) ist aber auch ein neuer Komplex von Lebensbedingungen entstanden für die Ernährung der bereits vorhandenen Pilzformen.

Wie sich die Zygomyceten diesem neuen (?) Substrate im Walde anpassen, ist in meiner Arbeit über *Sporodinia grandis* (l. c.) dargelegt worden. Am interessantesten sind aber die Anpassungen, die dadurch zustande kommen, daß Vertreter der eignen Familie sich für das Leben auf den Fruchtkörpern ihrer nächsten Verwandten einstellen, wie das für Collybien und die Formen der Gattung Nyctalis zutrifft. Alle Neubildungen, die hier zustande gekommen sind, lassen sich bei diesen Pilzen unschwer auf die neuen Lebensbedingungen zurückführen [1]), mit denen sie in direkte Reaktion getreten sind.

[1]) Welche gewaltigen Einflüsse die Veränderung der Lebensbedingung auf die Fortschritte in der Organisation ausgeübt hat, beweist uns am besten die Paläontologie. Die großen Umwälzungen auf der Erde veranlaßten alle vorhandenen Organismen zu erneuten Anpassungsvorgängen und hatten deshalb eine neue Flora und Fauna im Gefolge.

Wenn wir nun das Bild von der Entwicklung der Basidiomyceten, wie es in unseren Vorstellungen entstanden ist, zu Ende führen, dann müssen wir noch kurz darauf eingehen, wie die Entstehung der Basidie selbst zu erklären ist. Da direkte Einwirkungen an dieser Stelle nicht in Betracht kommen können, tritt hier die Selektion in ihrer großen Bedeutung für die Entwicklung der zweckmäßigsten Organe in den Vordergrund. Wir müssen uns vorstellen, daß die Sporen derjenigen Conidienträger sich im Walde allein verbreitet haben, die zufällig eine basidienähnliche Gestalt besaßen und ihre Sporen deshalb mit Hilfe der feinsten Luftströmungen verbreiten konnten. In der von Brefeld entdeckten Nebenfruchtform des *Polyporus annosus* Fr. ist eine solche Conidienform mit allen Übergängen zur Basidie noch erhalten. Die Selektion geht jedenfalls von einem schon als Basidie wirksamen Conidienträger aus, wie er bei jeder Conidienfruktifikation gelegentlich vorkommen wird. Sie setzt andererseits voraus, daß das Plasma der allein verbreiteten Sporen ein gewisses Perzeptionsvermögen für diese bestimmte Eigenart ihres Conidienträgers allmählich gewinnt und imstande ist, die gewonnene Einstellung auf die Conidienträger zu übertragen, die das aus ihr entstandene Mycelium bildet.

Die Selektion, wie sie möglicherweise zur Ausbildung der Basidie geführt haben kann, ist somit ebenfalls ein Vorgang der Anpassung eines bestehenden Sporenverbreitungsorgans an die Lebensverhältnisse im Walde resp. in windstiller Luft, also auch die Basidie ein durch Anpassung entstandenes Organ. So ist die ganze Entwicklung der Basidiomycetenreihe auf Anpassungsvorgänge[1]) zurückzuführen, die ihrerseits nicht unerklärliche teleologische Prinzipien, sondern kausal verlaufende Reaktionen und Einstellungen zur Voraussetzung haben, genau so, wie wir uns die verschiedenen Erscheinungsformen der leblosen Materie als Reaktionsprodukte elementarster Stoffe entwicklungsgeschichtlich entstanden denken.

Die Bedeutung der Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten im Haushalte der Natur und des Menschen.

Den Basidiomyceten fällt im Haushalte der Natur die wichtige Rolle zu, die von den grünen Pflanzen aufgebauten Holz- und Bastfasermassen wieder abzubauen, bevor sie humifizieren. Um dies vollbringen zu können, müssen die abgestorbenen Substrate möglichst frühzeitig von ihren Keimen befallen werden; deshalb verbreiten sie ihre Sporen im Herbste, um das Laub und die Zweige zu bestreuen, womöglich bevor sie von den Bäumen abfallen. Diese gelangen dann schon mit den Keimen behaftet auf den Waldboden, und wenn

[1]) Es kann und soll nicht Aufgabe dieser Abhandlung sein, zu den verschiedenen bekannten Theorien der Entstehung neuer Arten Stellung zu nehmen. Indem ich möglichst unbeeinflußt die Entwicklung der Basidiomycetenreihe nach den Gesichtspunkten abzuleiten versuchte, die sich im Gange der Untersuchungen von selbst ergaben, glaube ich zu Auffassungen gelangt zu sein, die dem Neolamarckismus, wie er besonders von Ritter von Wettstein vertreten wird, am nächsten kommen.

die herbstlichen Niederschläge sie durchfeuchten, dann können die Basidiomyceten sogleich ihre Lebenstätigkeit beginnen.

Die Basidiomyceten sind aber nicht bloß harmlose Bewohner des Waldbodens, sie vermögen auch die Holzmassen der lebenden Bäume anzugreifen und durch ihre Zerstörung das Ziel der Waldkulturen zu vernichten. Alle Krankheiten der Waldbäume, die mit der Zerstörung ihres Holzkörpers verbunden sind, beruhen auf der Lebenstätigkeit der Basidiomyceten, und da ist es von nicht geringer Bedeutung, zu wissen, auf welchem Wege die Infektion der Waldbäume erfolgt. Sie kann entweder an den Wurzeln, also im Erdboden stattfinden oder an den oberirdischen in der Luft befindlichen Achsen. Da aber im Boden Beschädigungen der Wurzeln, die den Eintritt der Infektionskeime gestatten, wohl selten vorkommen und die Sporen auch nicht in den Erdboden eindringen können, so wird die Infektion an den oberirdischen Pflanzenteilen wohl in erster Reihe in Betracht zu ziehen sein. Jeder Sturm, der die Zweige abbricht, schafft solche Infektionsstellen in unendlicher Zahl, und wenn wir nun sehen, wie die Sporen der Hutpilze in die Luft emporsteigen und sie gleichmäßig erfüllen, so ist es eigentlich zu verwundern, daß nicht alle Bäume von den Pilzen vorzeitig befallen und zerstört werden. Daß dies in der Tat nicht geschieht, ist wohl darauf zurückzuführen, daß das Protoplasma lebenskräftiger Zellen das Eindringen der Keime verhindern kann und daß die Bäume sich oft in ganz besonderer Art, z. B. durch die Ausscheidung der Harze, gegen ihren Eintritt zu schützen wissen. Nichtsdestoweniger finden im Laufe der Jahre die Pilzsporen dennoch Eingang, und so fallen in älteren Holzbeständen schließlich alle Bäume den Pilzen zum Opfer. Die Beantwortung der Frage, wie die Infektion bei einer Krankheit erfolgt, eröffnet uns auch hier schon den Weg zu ihrer Bekämpfung. Die Infektionsstellen können wir bei den Bäumen nicht finden und verbinden, dagegen sind die auffälligen Fruchtkörper der besonders gefährlichen Pilze nicht zu übersehen. Wenn diese kurz vor Beginn[1]) der Sporenverbreitung umgestoßen werden, kann eine Sporenverbreitung nicht mehr erfolgen.

Eine ganz bedeutende wirtschaftliche Schädigung verursachen einige Formen der Basidiomyceten, welche das bearbeitete Bauholz angreifen und es in kurzer Zeit noch in den Häusern vollständig zerstören. Nach den bisherigen Erfahrungen kommen hier vorzugsweise zwei verschiedene Pilze in Betracht: der Hausschwamm *Merulius lacrymans* (Jacq.) und *Polyporus vaporarius* Pers., der die sogenannte Trockenfäule hervorruft. Die wichtige Frage, wie diese Pilze das Bauholz befallen, ist bisher noch zweifelhaft geblieben. Von der einen Seite[2]) wird die Ansicht vertreten, daß das Holz schon von den Mycelien befallen sei, wenn es für die Bauten ver-

[1]) Wenn man die Fruchtkörper vor ihrer vollständigen Ausbildung entfernt, dann entstehen sie immer wieder von neuem. Erst ein ausgebildeter Fruchtkörper, dem alle Nährstoffe der Mycelien zugeführt sind, kann mit Erfolg beseitigt werden.

[2]) Hennings Hedwigia 1903 S. 178.

wendet wird, nach der Meinung der anderen[1]) soll die Infektion in der Zeit des Baues resp. in dem Hause selbst durch Übertragung der Sporen erfolgen können. Da ich seit mehreren Jahren mit der Kultur der holzzerstörenden Pilze beschäftigt bin, haben mich auch diese Fragen lebhaft interessiert, und ich habe deshalb mit den Fruchtkörpern der genannten beiden Holzzerstörer besondere Versuche angestellt, um den sicheren Nachweis zu erbringen, daß sie ebenfalls befähigt sind, ihre Sporen in der beschriebenen Art in den Raum hinein zu verbreiten und so eine weitgehende Infektion herbeizuführen. Aus später ersichtlichen Gründen habe ich die Versuche in der Art ausgeführt, daß ich in geschlossenen Schränken Papieretagen nach Art aufgestapelter Bretter übereinander anordnete und unmittelbar unter die Etage je einen normal gebildeten Fruchtkörper dieser beiden Pilze in normaler Lage aufstellte. Die Versuchsräume waren ¼—2 Quadratmeter groß und enthielten Papieretagen aus 5—15 Papierstreifen, die beiderseits einen Raum von 20—30 cm für das Aufsteigen der Sporen freiließen. In allen Fällen wurden die Sporen beider Pilze über sämtliche Etagenblätter verbreitet, genau so, wie wir das in den ersten Kapiteln dieser Arbeit kennen gelernt haben. Hierdurch ist zunächst der Beweis erbracht, daß diese beiden Holzzerstörer ihre Sporen selbsttätig in den umgebenden Raum verbreiten, und daß sie insbesondere befähigt sind, die in ihrer Nähe befindlichen Oberflächen bearbeiteter Hölzer auf das gründlichste zu infizieren. Hiernach mußte ich mir sagen, daß die Infektion des Bauholzes auf diesem Wege nur dort erfolgen kann, wo in seiner Nähe die Bedingungen für eine Fruchtkörperentwicklung gegeben sind. Auf einem Neubau oder in neu erbauten Häusern, wo die Zerstörung am häufigsten und gefährlichsten eintritt, kann dies niemals der Fall sein, und wir müssen uns danach umsehen, wo das Bauholz auf seinem Wege bis zum Verbrauche solche Bedingungen vorfindet. In erster Reihe kommen die Holzlagerplätze in Betracht, zunächst diejenigen, wo die Bearbeitung erfolgt, dann die städtischen Holzplätze der Zwischenhändler. Schon im Spätherbst 1902 besuchte ich infolge dieser Überlegung einen der größten Holzlagerplätze hier in Breslau und war nicht wenig erstaunt, als ich in einem großen Teile des Holzlagers sämtliche Hölzer, die als Unterlage für die aufgestapelten Bretter dienten und der feuchten Erde direkt auflagen, mit mächtigen Fruchtkörpern des *Polyporus vaporarius* in ihrer ganzen Ausdehnung bewachsen fand. Die letzteren waren meist seitlich zur Ausbildung gelangt, nach dem Typus des Bildes 7 auf Tafel VI, — weil das als Unterlage dienende Holz selten hohl lag. Wenn mir die Aufgabe gestellt würde, eine Anordnung zu treffen, um sämtliche Bretter eines Holzlagers mit den Sporen von *Polyporus vaporarius* zu bestreuen, dann wüßte ich keine bessere Anordnung zu treffen, als sie hier von selbst gegeben ist[2]). Aus diesem Grunde

[1]) C. von Tubeuf, in Hartig, Der echte Hausschwamm. Berlin 1902.

[2]) Ebenso wie den *P. vaporarius* habe ich die Fruchtträger von *Lenzites sepiaria* L. und von *Coniophora cerebella* (Pers.) auf den von mir seither besuchten Holzplätzen meistenteils vorgefunden.

habe ich auch die Versuche über die Sporenverbreitung analog den aufgestapelten Brettern mit etagenförmig angeordneten Papierstreifen ausgeführt, und wir haben ja konstatiert, wie sie von den Sporen bestreut wurden. Die Infektion kann aber weiter zurück schon im Walde stattfinden, wo die Schnittflächen der gefällten Bäume oft lange Zeit frei daliegen. Hier soll der *Polyporus vaporarius* auf alten Kiefern oder Fichtenstämmen vorkommen, ja ich vermute, daß er hier ähnlich wie *Daedalea unicolor* (Tafel V) noch eine höher differenzierte Gestalt besitzt, die als besondere Art beschrieben ist. Die Fruchtkörper von *Polyporus vaporarius* sah ich in Kellern etc. niemals in ihrer normalen Ausbildung mit sporenverstreuenden Basidien auftreten, dagegen bilden sie sich in kurzer Zeit normal aus, wenn ich das befallene Holz an geeignete Stellen ins Freie auf die Erde lege. Jedes kleinste Holzstückchen kann sich auf der Unterseite mit einem Fruchtkörper bedecken, der sofort keimfähige Sporen verbreitet und damit fortfährt, bis sein Zerfall eintritt. Die Fruchtkörper von *Polyporus vaporarius* werden im Freien wohl überall auf der Unterseite alten Holzes verbreitet sein, wo sie sich der Beobachtung leicht entziehen. Wenn ich hier noch hinzufüge, daß jede Spore von *Polyporus vaporarius* schon nach wenigen Stunden (8—16) mit einem kräftigen Keimschlauch auswächst, daß die Auskeimung ebensogut erfolgt in destilliertem Wasser wie in beliebigen neutralen, sauren oder schwach alkalischen Nährlösungen, und daß die Mycelien, auf beliebiges Holz übertragen, dies sofort angreifen, durchwachsen und auf kleinen Stücken schon nach 3—5 Monaten wieder Fruchtkörper bilden, dann kann es nicht mehr zweifelhaft sein, wie und wo bei diesem Pilze die Infektion des Bauholzes erfolgt[1]).

Auch die Fruchtkörper des Hausschwammes sind offenbar im Freien an Zäunen etc. weiter verbreitet als man dies annimmt. Da sie sich an der Unterseite der Substrate erst bei Beginn des Winters bilden und schnell wieder vergehen, entziehen sie sich sehr leicht der Beobachtung. Auf Holzplätzen fand ich den Erdboden unter den Bretterstapeln meterweit mit den Fruchtkörpern des Hausschwammes dicht überzogen. Aber auch im Walde kommt der *Merulius* schon vor, er ist hier an Baumstümpfen als Saprophyt verschiedentlich beobachtet worden[2]). Es ist vielleicht nur ein Zufall, daß ich im Oktober 1903 in dem alten Waldbestande des Forstbezirkes Neumühl bei Küstrin, den ich in der Absicht besuchte, dort holzzerstörende Pilze zu suchen, gleich auf meiner ersten Exkursion den echten *Merulius lacrymans* als Zerstörer der Holzsubstanz eines lebenden Baumes fand. Der kräftig gewachsene stattliche Baum war durch den Sturm etwa in Mannshöhe umgebrochen, weil das ganze Kernholz und ein großer Teil

[1]) Die ausführlichen Untersuchungen über die Bedingungen der Sporenkeimung, des Wachstums etc. bei diesem und den übrigen holzzerstörenden Pilzen werde ich in einer späteren Arbeit, welche lediglich dieses Thema betrifft, mitteilen, sobald ein gewisser Abschluß erreicht ist.

[2]) Hennings l. c. und von Tubeuf l. c.

des Splintholzes von der Wurzel her etwa bis zur Höhe von 3 Meter völlig zerstört war. Dasselbe war von Quer- und Längsrissen allseitig zerspalten, braun verfärbt und mit den Fingern zu Pulver verreiblich. In der Richtung von unten nach oben war es von flachen und vielseitig verzweigten Mycelsträngen durchzogen, genau so wie sie bei stark von *Merulius* zerstörtem Bauholz, nachdem es braun und brüchig geworden ist, so auffällig in die Erscheinung treten. Der Anblick überzeugte mich sofort, daß hier ein dem *Merulius* mindestens sehr nahestehendes Mycel die Zerstörung herbeigeführt haben müsse. Der Zufall war mir aber noch weiter günstig, daß ich gleich an Ort und Stelle die zugehörigen Fruchtkörper fand. Durch die Kraft des Falles waren größere und kleinere Stücke des Holzes aus dem Baum herausgeschleudert und lagen seit einigen Monaten unberührt überall um den Baum herum auf dem feuchten Waldboden. Als ich diese Stückchen aufhob, fand ich sie fast ausnahmslos auf der Unterseite mit den Fruchtkörpern des *Merulius lacrymans* überzogen. Selbst Stückchen, die nicht größer waren als 10 Kubikzentimeter, hatten entsprechend kleinere Fruchtkörper gebildet. Da hier ein Irrtum ausgeschlossen ist, beweist dieser Fund, daß der echte Hausschwamm, wie das Hennings vermutet hat, auch als Parasit die lebenden Bäume angreift und die völlige Zerstörung ihres Holzes herbeiführt. Wir sehen daraus weiter, daß jedes kleinste Stückchen des befallenen Holzes zur Fruchtkörperbildung und zur Sporenverbreitung schon im Walde befähigt ist. Da der Hausschwamm rhizomorphenartige Stränge bildet, ist er aber auch befähigt, im Boden weiter fortzuwachsen und die Bäume der Umgebung von der Wurzel her zu infizieren, wie dies bei dem von mir beobachteten Baume offenbar zutrifft. Für diese Studien sind aber dauernde Beobachtungen in alten Forstbeständen erforderlich. Nach den Angaben von Hennings fruktifiziert auch der Hausschwamm in Gebäuden nur verhältnismäßig selten Ich selbst habe auch nur verhältnismäßig wenige Fruchtkörper aus Häusern erhalten können, trotzdem der Pilz hier in Breslau sehr verbreitet sein soll. Um Fruchtkörper zu erhalten, verfahre ich so, wie es die Beobachtung im Küstriner Walde mich gelehrt hat. Von dem Pilze zerstörtes Holz, wie es hier oft aus den Häusern entfernt wird, lege ich ins Freie, direkt auf den feuchten Erdboden an einen schattigen Platz und sorge eventuell durch Anspritzen mit Wasser für genügende Feuchtigkeit. Es erscheinen dann oft schon nach einigen Wochen auf der Unterseite des Holzes die Fruchtkörper. Auch die übrigen Holzzerstörer fruktifizieren unter diesen Bedingungen am ehesten [1]).

Diese Beobachtungen beweisen, daß die Fruchtkörper von *Merulius* schon im Walde und überall dort, wo altes Holz lagert, auch an Zäunen etc. vorkommen und daß die Sporeninfektion des Bauholzes hier leicht erfolgen kann.

Auch über die Bedingungen der Sporenkeimung des Hausschwamms habe

---

[1]) In geschlossenen Glaszylindern erzielt man nicht annähernd so günstige Resultate.

ich seit zwei Jahren umfassende Untersuchungen angestellt, doch will ich mich hier darauf beschränken, die Untersuchungen Möllers [1]) zu bestätigen, daß nämlich die Sporen der im Freien gebildeten Fruchtkörper ausnahmslos in sauren Nährlösungen auf das leichteste auskeimen. Die aus den Sporen gezogenen Mycelien wachsen nicht bloß auf künstlichen Nährsubstraten, Brot etc., sondern auch auf sterilisierten feuchten Holzstücken, auf welchen sie in kurzer Zeit dieselben Zerstörungen hervorrufen, wie sie in den Häusern beobachtet werden. Die mitgeteilten Tatsachen erbringen den Beweis, daß die Infektion der Bauhölzer, noch bevor sie auf den Bau kommen, auf das leichteste erfolgen und daß die Zerstörung sogleich beginnen kann, wenn die einzige Bedingung für die Weiterentwicklung: die genügende Feuchtigkeit vorhanden ist. Nun besteht aber außer der Infektion durch die Sporen, die bei weitem überwiegt, noch diejenige durch vegetative Mycelien. Die Mycelien sind aber nicht bloß im Holz vorhanden, an den natürlichen Standorten gehen sie stets in die Umgebung, Sand, Erde etc., über. Brachte ich Holzstücke, die von dem besprochenen Pilz durchwachsen waren, in Sand, Kies, Koks oder dergleichen, so wurden diese allseitig durchwachsen. Wurde nun das infizierte Holzstück herausgehoben und ein pilzfreies Holzstück auf den unberührten Sand etc. aufgelegt, dann wurde das letztere ebenfalls sehr bald infiziert. Ebensogut infiziert natürlich myceldurchwachsenes Holz selbst und zwar um so kräftiger, je jünger die Mycelien sind. Das ganz zerstörte Holz aus Küstrin, auf dem bereits Fruchtkörper gebildet wurden, war nicht mehr infektionsfähig. Solange solches Holz in geschlossenen feuchten Gefäßen noch Mycelien auswachsen läßt, ist es auch noch infektionskräftig. Wenn hierdurch die Quellen der Infektion erschöpfend klargelegt sind, dann sind damit auch schon die Mittel an die Hand gegeben, wie den Infektionen am besten vorzubeugen ist. Im Walde, wo die gefällten Bäume mit ihren offenen Wunden oft monatelang liegen bleiben, wird es unmöglich sein, die Fruchtkörper zu beseitigen und so die Infektion zu verhindern; die Luft wird hier stets mit den Keimen erfüllt sein. Dagegen wird es leicht sein, die verhältnismäßig kleine Infektionsfläche mit einer keimtötenden Lösung, etwa mit Kupfersulfatlösung, zu bestreichen, um die Infektion zu verhindern. Die weitere Verarbeitung der Hölzer wird man dann möglichst nicht in der Nähe der Wälder vornehmen, wo die Luft mit den Sporen erfüllt ist. Auf dem Bearbeitungs- und Stapelplatze sind die Infektionsflächen zu groß, als daß sie vor der Infektion durch die Pilzsporen geschützt werden können, hier ist dagegen das Auftreten der Fruchtkörper leicht zu vermeiden. Altes pilzbefallenes Holz, besonders als Unterlage, darf auf keinem Holzplatz geduldet werden, und das läßt sich auch sehr leicht erreichen, besonders wenn polizeiliche Vorschriften und geeignete Kontrolle hier einsetzen.

Wenn unter den Bedingungen, wie sie sich in Bauten vorfinden, *Merulius*

[1]) A. Möller, Über gelungene Kulturversuche des Hausschwammes aus seinen Sporen. Hedwigia 1903.

lacrymans und *Polyporus vaporarius* auch allen anderen Pilzen an Entwicklungsfähigkeit überlegen sind und deshalb hier als hauptsächliche Zerstörer vorkommen, so ist damit nicht bewiesen, daß bei Abwesenheit dieser Pilze das Bauholz von beliebigen anderen Basidiomyceten nicht ebenso gründlich zerstört werden könne, und es sind auch schon eine Anzahl solcher Beobachtungen bekannt geworden. Da wir bis heute nur die Fruchtkörper, nicht aber die Mycelien dieser Pilze unterscheiden können, so ist es zurzeit unmöglich, einen Basidiomyceten an der Gestalt seiner Mycelien mit Sicherheit mikroskopisch zu erkennen. Deshalb sind wir darauf angewiesen, die Fruchtkörperbildung herbeizuführen, wenn wir bestimmen wollen, welche Pilze an der Zerstörung eines beliebigen Holzes beteiligt sind. Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung sind aber ebenfalls bei den meisten Basidiomyceten noch ganz unbekannt, und da wir gesehen haben, daß z. B. bei *Polyporus vaporarius* und *Merulius* das in einem kleinsten Holzstück enthaltene Mycel zur Fruktifikation ausreicht, so können wir aus dem Auftreten dieser Pilze in der Kultur doch nichts darüber aussagen, ob nicht andere Pilze in noch höherem Grade an der Zerstörung beteiligt waren[1]. Aus diesem Grunde bin ich seit zwei Jahren damit beschäftigt, die Mycelien der wichtigsten holzzerstörenden Basidiomyceten aus ihren Sporen rein zu kultivieren, ihre morphologischen Charaktere vergleichend zu studieren und sie in ihrer Entwicklung bis zur Fruchtkörperbildung zu verfolgen. Das letztere ist mir außer den genannten Formen bereits gelungen bei *Coniophora cerebella*, *Armillaria mellea* (Vohl), *Lepiota mucida* (Schrad), *Lentinus squamosus* (Schaeff.), *Stereum hirsutum* (Pers.); von *Coprinus radians* Desm., *Lenzites sepiaria*, *Corticium giganteum* Fr., *Polyporus versicolor* L. u. a. ist eine Fruchtkörperbildung in den Reinkulturen bisher nicht aufgetreten.

Von scheinbar geringerer Bedeutung für den Haushalt des Menschen, aber von besonderem biologischen Interesse sind nun noch die mistbewohnenden Agaricineen, die stets in die Erscheinung treten, wenn Phäkalien von kräuterfressenden Tieren auf Wiesen, Heideflächen etc. längere Zeit unberührt feucht liegen bleiben. Nachdem die Flora der Mucorineen die leicht löslichen Bestandteile der Exkremente für sich verbraucht hat, kommen die Ascomyceten an die Reihe und meist zuletzt erst die Basidiomyceten, welche auch die unverdaulichen Rohfaserbestandteile restlos aufzehren. So ergänzen sich die Mycelien der verschiedenen Pilzklassen in ihrer ernährungsphysiologischen Aktion, die Phäkalien möglichst schnell und vollständig dem Kreislauf des Stoffwechsels wieder zuzuführen. Es fragt sich nun, wie die Verbreitung dieser Pilze erfolgt und wie sie die Phäkalien befallen. Schon im Jahre 1902

[1]) Das schließt natürlich nicht aus, daß bei sachkundiger Beurteilung die makroskopisch charakteristische Holzzerstörung, die *Merulius* bei intensiver Entwicklung erfahrungsgemäß herbeiführt, als vollgültiger Indizienbeweis dafür gelten kann, daß dieser Pilz die Zerstörung verursacht habe. In Fällen, die nicht von vornherein zweifelsfrei sind, wird sich aber nicht aussagen lassen, welcher Pilz die Zerstörung verursacht hat.

stellte ich Versuche an, welche hierüber Aufschluß geben sollten. Leguminosen-Sandkulturen wurden in geeigneter Art mit Pferdemist beschickt, welcher mit den Mycelien von *Chalymotta* und *Anellaria* durchwachsen war. Als die Versuchspflanzen sich auf der Höhe ihrer Entwicklung befanden, begannen auch die Pilze zu fruktifizieren, wie das die Figur 3 auf Tafel VI bei einem Erbsenversuch darstellt. Brachte ich die ganze Kultur während der Sporenverbreitung unter ein grösseres Glasgehäuse, dann waren bereits nach 2 Tagen sämtliche Blätter der Erbsenpflanze von den Sporen so gleichmäßig bestreut, daß man auf jedem Blatt mit einem kleinen Hölzchen Striche sichtbar machen konnte, die auch auf der Photographie mit einer Lupe zu erkennen sind. Die Blätter werden nun von Tieren gefressen und gelangen durch den Verdauungskanal der Tiere wieder in den Mist, wo sie den Kreislauf ihres Daseins von neuem beginnen. Von den Coprinusformen eignet sich besonders der große mistbewohnende *Coprinus sterquilinus* für diese Versuche, der gewöhnlich schon fruktifiziert, wenn die Erbsen noch klein sind. Diesen Pilz habe ich mehrere Jahre in den Mistbeetkästen beobachtet, wie er alle Blätter der dort kultivierten Pflanzen gleichmäßig mit seinen Sporen bestreut hat. Die Figur 4 derselben Tafel zeigt uns, wie diese Coprinusform, trotzdem sie ihre Sporen ausschleudert, auf die weitere Verbreitung der Sporen durch die Luftströmungen doch nicht verzichtet und alle Flächen des Raumes, wenn auch nicht in derselben Vollkommenheit, sichtbar mit ihren Sporen bestreut. Das Flüssigkeitströpfchen, das jede Spore aus der Basidie mit auf ihren Weg bekommt, dient vielleicht dazu, sie auf der Fläche, die sie erreicht, zu befestigen, sodaß sie vom Winde nicht so leicht wieder heruntergeweht werden kann. Auch die Sporen von *Chalymotta* waren auf den Versuchspflanzen noch am Ende des Vegetationsjahres nachzuweisen, wie es überhaupt auffällt, daß die auf den Flächen verbreiteten Sporen zumeist so fest ankleben, daß sie durch Pusten nicht mehr bewegt werden können.

Das biologische Bild No. 5, der Tafel VI, mit dem wir unsere Betrachtungen beschließen wollen, zeigt uns die Pilzflora auf Kuhdünger, der längere Zeit an einem geschützten Ort feucht gelagert hatte. Alle Typen der Mistbewohner, die ihre Sporen selbsttätig verbreiten, sind hier gleichzeitig vertreten. Zunächst überall auf dem Bilde als Vertreter der Mucorineen der *Pilobolus crystallinus* Wigg., dessen schwarze Sporangienköpfchen auf ihrem Schleuderapparat, dem hellen Schwellkragen, deutlich hervortreten, dann aus der Reihe der Ascomyceten zwei Formen von *Ascobolus*, von denen die größere[1]) infolge ihrer weißen Umrandung, in

---

[1]) Dieser *Ascobolus* ist die größte Form, die bisher bekannt geworden ist. Die Apothecien sind bis 2 cm groß, haben eine grünlich-gelbe Scheibe und einen eingerollten kleiig-weißen Rand. Die Schläuche sind 158—178 μ lang, in jedem Schlauch 8 Sporen; diese sind 21—26 μ lang, von eiförmiger Gestalt. Die Sporenmembran ist 2,6 μ breit, von brauner Farbe und von glatter ungezeichneter Oberfläche.

allen ihren Entwicklungsstadien auf der Photographie deutlich zu erkennen ist und endlich als Repräsentant der Basidiomyceten der *Coprinus Schroeteri* Karsten, welcher ebenfalls im Begriffe steht, seine Hüte zur Sporenverbreitung auf langen Stielen emporzuheben. Wenn wir nun in dem Raum über dem Mist einen beliebigen Körper freischwebend aufhängen, dann wird er von allen Seiten mit Pilzsporen beworfen. Der *Pilobolus* kehrt seine Köpfchen dem seitlich einfallenden Lichte zu und bewirft die Seitenflächen. Die Ascoboleen bewerfen die Unterseiten, an die sie ihre Sporen ebenfalls direkt anwerfen und ankleben, die Coprinusformen endlich bestreuen die Oberseiten. Wie die Mycelien in den Funktionen des Abbaues der verschiedenen Nahrungsstoffe, so ergänzen sich die Sporenverbreitungsorgane der Pilze in den Funktionen des Befallens der verschiedenen Körperflächen ihrer Substrate.

Die Organisation als System von Lebenseinheiten.

Den Organen eines einzigen Organismus vergleichbar, ergänzen sich alle Typen des Pilzreiches zu der großen einheitlichen Arbeitsleistung des Abbaues der organischen Substanzen des Pflanzenreiches, die wiederum nur eine Teilfunktion ist im Zusammenwirken des gesamten Organismen-Reiches. Innerhalb der Familien vollziehen die Gattungen, im Bereiche der Gattung die Arten eine spezielle und immer mehr beschränkte Wirksamkeit. Die so der Art zufallende Arbeit leisten die Individuen, die in einem engsten Kreise von Lebensbedingungen die kleinste Einheit einer Lebensarbeit vollbringen. Im Individium endlich sind die einzelnen Organe wiederum wie die Teile einer Maschine tätig, und jedes Organ vollzieht einen ganz bestimmten Teil der Lebenstätigkeit des Individiums. Dieser eng begrenzten Aufgabe entspricht seine scharf umschriebene Funktion, und der präzise stoffliche Ausdruck für diese Funktion ist die Gestalt. Gestalt und Funktion einzelner Organe sind deshalb, unserem Bedürfnis nach gesetzmäßigem Geschehen gemäß, am leichtesten zu analysieren.

Die Organe sind für den Organismus tätig, in ihm liegen ihre Lebensbedingungen, er repräsentiert ihre Lebenseinheit.

Die Individuen der Arten, Gattungen etc. sind aber in der Außenwelt tätig in einem engeren oder umfassenderen allgemeinen Komplex von Lebensbedingungen, mit welchem sie Lebenseinheiten höherer Ordnung bilden. So bildet auch jeder einzelne Organismus erst, mit seinen ganz speziellen Lebensbedingungen vereint, ein wirkliches Ganzes, das seine Lebenseinheit darstellt.

Indem die einzelnen Individuen sich unter ihren bestimmten Lebensbedingungen entwickeln, vollziehen sie bestimmte Lebensaufgaben für die eigene und zugleich für jede höhere Lebenseinheit.

Diese Aufgaben aber enthalten die Gesetze, nach denen alle Organismen sich entwickeln und zusammenwirken müssen zu einer höchsten Lebenseinheit — für ein allerhöchstes Ziel.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Sporenbilder auf der Unterlage.

Fig. 1. Sporenverbreitung in charakteristischen Bogenlinien auf einer Unterlage von schwarzem Papier in einem flachen geschlossenen Raum ohne Licht- und Wärmestrahlung. Segment eines Fruchtkörpers von *Agaricus nebularis*. Verkl. 4 : 1.

Fig. 2. Gleichmäßige Sporenverbreitung unter denselben Bedingungen wie in Fig. 1 durch einen Fruchtkörper von *Polyporus squamosus*. Vor der Bestreuung wurden winkelförmig zugeschnittene Papierstreifen und Papierbuchstaben auf das schwarze Papier gelegt und nachher fortgenommen, um die gleichmäßige Bestreuung kenntlich zu machen. Verkl. 7 : 1.

Fig. 3. Sekundäre Verbreitungslinien von Nordost nach Südwest in einem flachen dunklen Raum. Die primär nach allen Richtungen hin gleichmäßig ausstrahlenden Verbreitungslinien biegen in scharfen Kurven um und verlaufen in der Richtung des Temperaturgefälles (nach Südwesten) von der warmen nach der kalten Seite des Zimmers hin. Kleiner Fruchtkörper von *Agaricus violaceus*. Verkl. 6 : 1.

Tafel II.

Sporenverbreitung im Raum (1—5).

Fig. 1. Sporenverbreitung auf den Flächen in einem geschlossenen Raum (breiter Glaszylinder). Sekundäre Verbreitungslinien in der Wirkungsrichtung der Lichtstrahlen. Die Unterlage sowie die unterste und oberste Etagenscheibe sind am stärksten bestreut. Der Fruchtkörper *(Agaricus nebularis)* ist unter der untersten Etagenscheibe aufgestellt. Verkl. 5 : 1.

Fig. 2. Sporenverbreitung in der Richtung von unten nach oben auf Fensterblättchen in einem nach oben verlängerten Raum (aufeinander gestellte Glaszylinder). Der Fruchtkörper *(Agaricus nebularis)* ist unter der Lampenglocke aufgestellt. Verkl. 11 : 1.

Fig. 3. Ein Fensterstreifen aus dem obersten Zylinder vom Versuche der Fig. 2 mit zurückgebogenen Fenstern auf einer ebenen Fläche befestigt, zeigt die Bestreuung der Fensterblättchen. Verkl. 7 : 1.

Fig. 4. Sporenverbreitung in der Richtung von oben nach unten in einem großen Glaszylinder wie in Fig. 1. Der Fruchtkörper von *Polyporus squamosus* (entsprechend zugeschnitten) befindet sich unter der obersten Etagenscheibe und ist wie diese zentral an demselben Stabe befestigt. Radiale Verbreitungslinien, unabhängig von sekundären Einflüssen. Verkl. 5 : 1.

Fig. 5. Sporenbilder auf runden Pappscheiben aus einem Versuch in der Anordnung wie in Fig. 4, aber mit bodenständigem (unterhalb der Etage) Fruchtkörper, in einem dunklen Zimmer mit Temperaturgefälle wie in Fig. 3, Tafel I. Links das größte Blatt ist die Unterlage, die übrigen Blätter folgen von links nach rechts, wie sie übereinander in der Etage angeordnet waren. Sekundäre Verbreitungslinien zumeist in der Richtung des Temperaturgefälles. Verkl. 5 : 1.

Fig. 6. Zwei Basidiomycetenfruchtkörper, die ihre Sporen durch den Wind verbreiten lassen. *Lycoperdon piriforme* bietet seine Basidiensporen als leicht verstäubbares, in einem Fasergeflecht verteiltes Pulver in scheibenförmiger Verbreiterung der Einwirkung des Windes dar. Verkl. 2 : 1.

Fig. 7. Sporenverbreitungsbild eines *Ascomyceten*: Sporenhof eines Fruchtkörpers von *Gyromytra esculenta* auf schwarzem Papier. Verkl. 2 : 1.

Tafel III.

Sporenbilder in zeitlicher Folge und Bedeutung des Stiels.

Fig. 1. Stündliche Sporenbilder eines Fruchtkörpers von *Agaricus violaceus* auf schwarzem Papier. Bei seitlicher Beleuchtung photographiert. Verkl. 9 : 1.

Fig. 2. Sporenbilder desselben Pilzes in einem auf dem Klinostaten gedrehten Raum. Links bei gleicher Versuchsaufstellung am Licht, rechts ein mehrstündiges Sporenbild im Dunkelzimmer mit Temperaturgefälle. Verkl. 9 : 1.

Fig. 3. Sporenbilder einzelner Segmente eines Fruchtkörpers von *Polyporus squamosus*, welche in verschiedenen (auf dem Bilde angegebenen) Entfernungen von der Unterlage mit Hilfe einer Stecknadel gestielt waren. In der Entfernung von 6 mm beginnt die Verbreitung, doch besitzen die Röhren noch ihre eigenen Strömungen, bei 8 mm gehen sie ineinander über; bei 10 mm fällt noch ein Teil der Sporen senkrecht herunter. Verkl. 7:3.

Fig. 4. Sporenverbreitungsbilder einzelner Segmente eines Fruchtkörpers von *Agaricus nebularis* in Entfernungen von 2, 4, 5, 6, 7 und 13 mm von der Unterlage wie in Fig. 3 aufgestellt. Verkl. 5 : 1.

Fig. 5. Fruchtkörper von *Agaricus galericulatus* mit unterirdischem Stiel von unbegrenztem und oberirdischem Stiel von begrenztem Wachstum. Verkl. 5 : 2.

Fig. 6. Losgetrennte Lamellen von *Agaricus violaceus*, einseitig auf Bindfäden aufgezogen und unter einer Etage von schwarzem Papier in der Längsrichtung freischwebend aufgehängt, haben ihre Sporen auf der Unterlage und auf den Etagenblättern verbreitet. Verkl. 5 : 1.

Fig. 7. Einzelne Lamellen desselben Pilzes auf ausgespannte Fäden, 3 cm von der Unterlage entfernt, flach aufgelegt, verbreiten die Sporen ihrer Unterseiten wie in Fig. 6. Unter den Lamellen ist ein Schälchen mit Wasser aufgestellt. Verkl. 5 : 1.

Fig. 8. Ein umgekehrt mit dem Stiel nach oben aufgestellter junger Fruchtkörper von *Agaricus nebularis* mit abgetragener Oberseite und aufgeschnittenen Lamellen, (sodaß sie beiderseits offen sind und nur durch den kreisförmig stehengebliebenen Rand zusammengehalten werden), verbreitet seine Sporen ebenfalls in den umgebenden Raum. Das Bild zeigt nur die von unten her erfolgte Bestreuung einer die Lamellen bedeckenden Papierscheibe. Verkl. 5 : 1.

Tafel IV.

Orientierung der resupinaten Fruchtkörper des Hausschwammes (1—4).

Fig. 1. Biologisches Bild der Fruchtkörperbildung des Hausschwammes an einem von dem Pilze befallenen Bretterzaun. Die Bildung erfolgt nur an der horizontalen Unterseite des untersten Querbalkens und geht noch eine Strecke weit abwärts (etwa bis zur Schattengrenze) auf die vertikalen Bretterflächen über. An der Oberseite des Querbalkens — an beliebigem Orte — wachsen die gestielten Fruchtkörper von *Naucoria amara*, deren Mycelien ebenfalls das Holz bewohnen. Verkl. 10 : 1.

Fig. 2. Ein Fruchtkörper von *Merulius lacrymans* von dem Zaun der Fig. 1 losgelöst und in seiner natürlichen Lage und Größe mit etwas nach oben gebogener Horizontalfläche photographiert, zeigt, wie die Hymenophore nur an der wagrechten Unterseite des Querbalkens reich und normal ausgebildet sind, daß sie dagegen an den senkrechten Flächen nur als flache Erhabenheiten zu erkennen sind. Wenig verkl.

Fig. 3. Ein junger kleiner Fruchtkörper von *Merulius lacrymans*, an der Unterseite eines infizierten Holzstückes im Freien kultiviert, zeigt die normale Differenzierung der Hymenophore. Natürl. Gr.

Fig. 4. Stück eines Fruchtkörpers des Hausschwammes, der auf der Oberseite einer Holzdiele gewachsen ist, trägt warzenartige Hymenophore, ähnlich wie *Coniophora* (Fig. 5). Ein kleiner Teil desselben Fruchtkörpers ist an der Unterseite gewachsen und zeigt dort normale Hymenophore (unten rechts in der Ecke der Photographie). Schwach verkl. (Mit der Lupe anzusehen!)

Fig. 5. *Coniophora cerebella*-Fruchtkörper auf höckerigem Erdboden im Freien kultiviert. Natürl. Gr.

Fig. 6. Orientierung stielloser Fruchtkörper von *Polyporus versicolor* an einem von dem Pilze befallenen dickeren Holzaste. Verkl. 6 : 1.

Tafel V.

Fruchtkörper-Orientierung stielloser Polyporeen.

Fig. 1. Biologisches Bild der Fruchtkörperbildung von *Polyporus adustus (Polyporus hirsutus, Daedalea unicolor)* an dem alten Baumstumpfe einer Pappel. An den vertikalen Seitenflächen wächst der Pilz horizontal in Konsolenform. An der Oberfläche sind die Fruchtkörper trichterförmig schräg nach oben gerichtet. Verkl. 6 : 1.

Fig. 2. Resupinate, formlose unbegrenzte Fruchtkörper desselben Pilzes mit feinen, sehr kurzen Röhren. Auf der Unterseite des gespaltenen Holzes in geschlossenen Glaskästen kultiviert. Verkl. 3 : 2.

Fig. 3. Kleinster, begrenzter, resupinater Fruchtkörper desselben Pilzes mit stärker ausgebildeten, längeren Röhren und von einem fädigen weißen Mycelhof umgeben; an der Unterseite eines infizierten Holzstückes im Freien kultiviert. Verkl. 3 : 2. (Lupe!)

Fig. 4. Fruchtkörper desselben Pilzes, nach dem Typus der Fig. 3 gebildet, die Röhren aber seitlich zum Fruchtkörper (nach unten) gestellt; an einer schräg nach unten gerichteten Fläche des infizierten Holzes gewachsen. Verkl. 3 : 2. (Lupe!)

Fig. 5. Resupinate Fruchtkörper von *Polyporus vaporarius*, auf der Unterseite eines infizierten Holzstückes in normaler Ausbildung gewachsen, im Freien kultiviert. Verkl. 5 : 4.

Fig. 6. Erneuerte labyrinthförmige Hymenophorenbildung, auf demselben Holzstück in derselben Lage nach Entfernung des alten Fruchtkörpers direkt auf dem myceldurchwachsenen Holz gebildet. Verkl. 5 : 4.

Fig. 7. Fruchtkörper von *Polyporus vaporarius*, an den Seitenflächen mit vertikal gestellten, langgezogenen, nach außen offenen Röhren. Reinkultur, von einer Spore ausgehend, auf Kiefernholz in einem geschlossenen Glasgefäß. Natürl. Gr.

Fig. 8. Fruchtkörperbildung desselben Pilzes auf der Oberseite des infizierten Holzes mit sparassisartig nach oben wachsenden Hymenophoren; Reinkultur wie vorher. Vergr. 5 : 6.

Tafel VI.

Sporenverbreitung der Mistbewohner.

Fig. 1. Zwei Fruchtkörper von *Chalymotta campanulata* haben ihre Sporen auf die Oberfläche der eigenen Hüte und auf eine darunter befindliche Porzellanplatte verbreitet. Verkl. 7 : 5.

Fig. 2. Sporenverbreitung desselben Pilzes auf der Unterlage (in der Wirkungsrichtung der Lichtstrahlen) und auf den Fensterblättchen in einem über dem Hute befindlichen geschlossenen Raum.

Fig. 3. Die Fruchtkörper desselben Pilzes, zugleich mit einigen Erbsenpflanzen in Sandkulturen gezogen, haben ihre Sporen auf die Oberfläche sämtlicher Blätter der meterhohen Erbsenpflanzen verbreitet. Unter einem großen Glaszylinder ist die Bestreuung eine so ausgiebige, daß man auf den Blättern mit einem Hölzchen Striche ziehen kann, die in der Photographie mit der Lupe auf den nach oben gekehrten Blättern schwach sichtbar sind. Verkl. 5 : 1.

Fig. 4. Zwei in der Sporenverbreitung begriffene und dabei zerfließende Hüte von *Coprinus sterquilinus*, auf Pferdemist in einer Glasschale kultiviert, verbreiten ihre Sporen in den Raum eines Glaszylinders und bestreuen die oberhalb und unterhalb des Hutes befindlichen Papierscheiben. Verkl. 5 : 1.

Fig. 5. Biologisches Pilzvegetationsbild auf Kuhmist. Links auf dem Bilde aus der Familie der Phycomyceten eine ganze Herde von *Pilobolus crystallinus*, der die Seitenflächen der über der Pilzvegetationsfläche wachsenden Pflanzenteile bewirft. Rechts aus der Klasse der Ascomyceten eine große Ascobolusform (in allen ihren Entwicklungsstadien), die ihre Sporen an die Unterseite der Blätter und anderer Pflanzenteile wirft und anklebt, und endlich als Vertreter der Basidiomyceten die noch geschlossenen Hüte des *Coprinus Schroeteri*, welche nach der Streckung des Stieles auch noch die Oberflächen mit ihren Sporen bestreuen. Die so mit Pilzsporen infizierten Pflanzenteile werden gefressen und die Keime gelangen in den Dünger zurück. Verkl. ca. 5 : 3.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, im November 1904.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

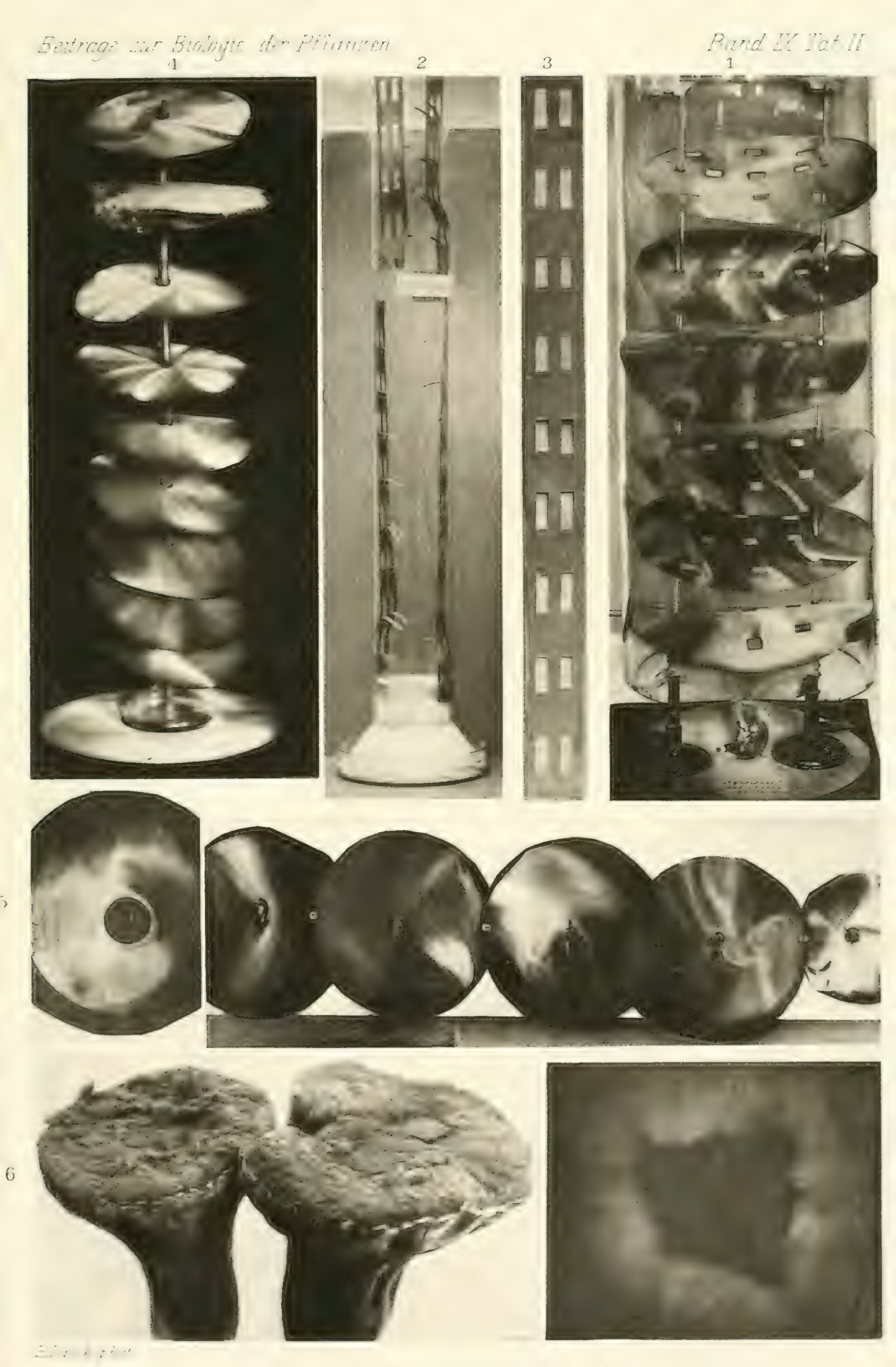
1

2

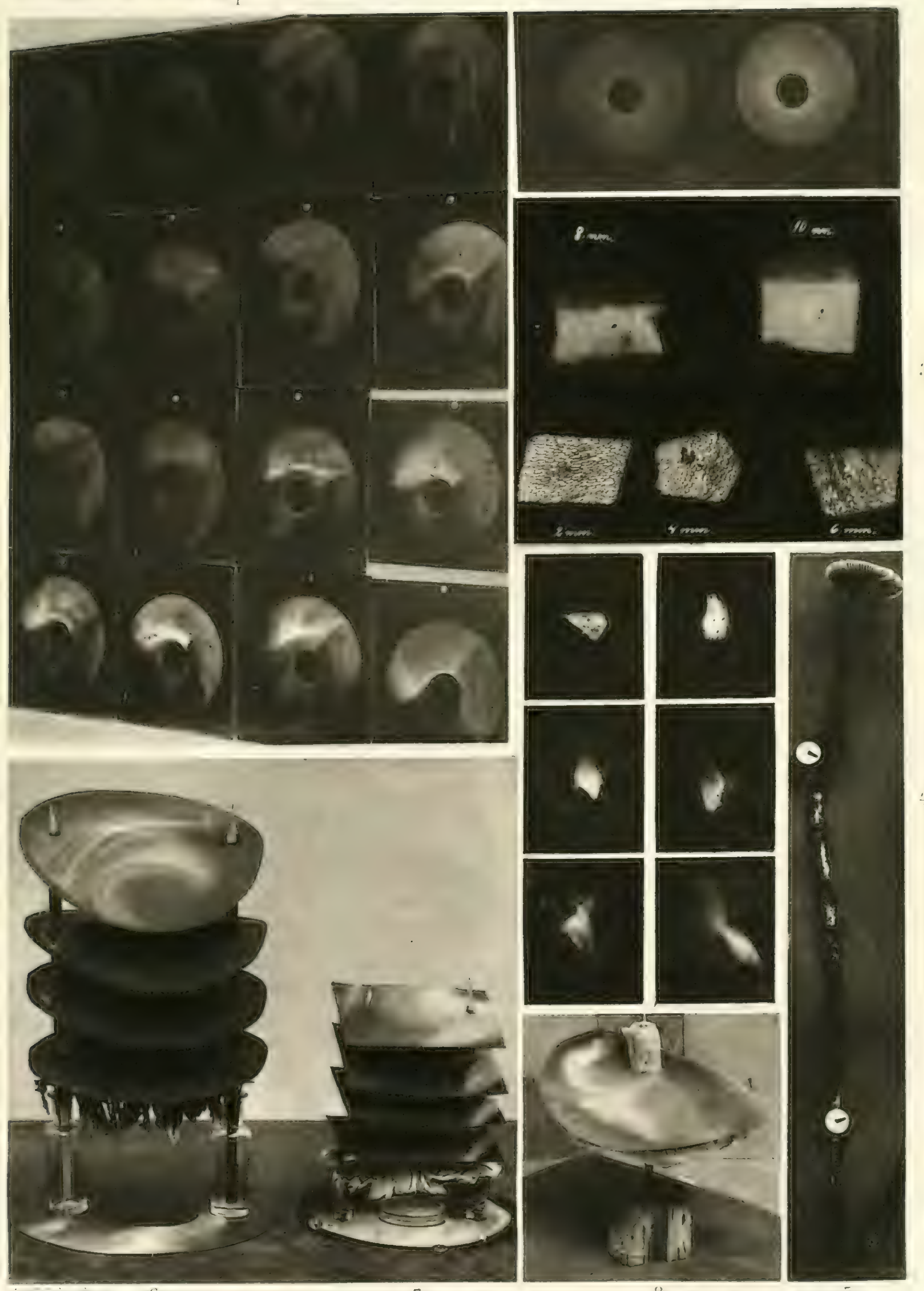




SPORENBILDER AUF DER UNTERLAGE.



SPORENBILDER IM RAUM
1-5.



SPORENBILDER IN ZEITLICHER FOLGE U. BEDEUTUNG DES STIELS



ORIENTIERUNG DER RESUPINATEN FRUCHTKÖRPER
DES HAUSSCHWAMMES
1–4



FRUCHTKÖRPER – ORIENTIERUNG STIELLOSER POLYPOREEN

4 3 1



2

5



R. Falck phot.

SPORENVERBREITUNG DER MISTBEWOHNER.

Nachdem Herr Geheimrat **Oscar Brefeld**, durch ein ernstes Augenleiden gezwungen, im Juni dieses Jahres die Redaktion der

Beiträge zur Biologie der Pflanzen

niedergelegt hatte, übernahm ich, als sein Nachfolger im Lehramt, auf den Wunsch des Herrn Verlegers die Leitung. Es wird mein stetes und ernstes Bestreben sein, die „Beiträge" im Geiste ihres großen Begründers, **Ferdinand Cohns**, fortzuführen und durch rege Tätigkeit für die Zeitschrift, welche vor 37 Jahren aus der Enge und dem treibenden Leben des alten Breslauer phytophysiologischen Institutes hervorging, zugleich dem Andenken des geistvollen Mannes zu dienen, der vielen und auch mir ein gütiger Freund war.

Der Herr Verleger wird, wie bisher, darauf bedacht sein, die Ausstattung den steigenden Anforderungen der Zeit angepaßt zu halten. Ebenso wird es uns besonders angelegen sein, die für unsre Zeitschrift angenommenen Arbeiten mit tunlichster Beschleunigung zur Veröffentlichung zu bringen.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut,
November 1907.

Felix Rosen.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Neunter Band. Zweites Heft.

Breslau 1907.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des zweiten Heftes.

Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern.

Von **Kurt Baumert.**

§ 1.

Einleitung.

Die von Mez[1]) als „extrem atmosphärisch“ bezeichneten Bromeliaceen-Formen haben in letzter Zeit mehrfach die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Besonders war es die Aufnahme tropfbar flüssigen Wassers aus der Atmosphäre mit Hilfe der, alle grünen Teile dieser Pflanzen bedeckenden, eigenartigen Schuppen, die untersucht und erklärt wurde[2]).

Auch die phylogenetische Entwicklung dieser merkwürdigen Aufnahmetrichome wurde studiert und mit ihrer Hilfe der Nachweis geführt, daß die extrem atmosphärischen Bromeliaceen-Formen, die im tropischen Amerika teils an nackten Felsen, teils in den Wipfeln vielfach während der Dürrezeit entlaubter Bäume wachsen, nicht von Arten des tiefschattigen Urwaldes ihren Ursprung nehmen, sondern von Formen der offenen Campos abstammen[3]).

Die extrem atmosphärischen *Bromeliaceae* sind Pflanzen, die des höchsten „Lichtgenusses“[4]) bedürfen, wie ihr Standort beweist. Dabei haben sie eine optische Eigenschaft, die allen Beobachtern aufgefallen ist: weiße Farbe.

---

[1]) Mez, Physiologische Bromeliaceen-Studien I. in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. XL. (1904) p. 158.

[2]) A. F. W. Schimper, Bot. Mitt. a. d. Tropen II. (1888), p. 66 ff., auch reproduziert in Schimper, Pflanzengeogr. auf physiol. Grundl. (1898) p. 349.

Mez, l. c. p. 157–229.

Steinbrink, Flora XCIV. (1905) p. 465 und in Ber. d. deutsch. bot. Ges. 20 (1902).

[3]) Tietze, Die Entwicklung der wasseraufnehmenden Bromeliaceen-Trichome, Inaug.-Diss. Halle 1906 p. 48.

[4]) Wiesner versteht unter Lichtgenuß „das Verhältnis des gesamten Tageslichtes zu jener Lichtmenge, welche eine bestimmte Pflanze, bzw. ein bestimmtes Organ einer Pflanze, auf dem natürlichen Standorte empfängt“.

Am bekanntesten unter ihnen ist *Tillandsia usneoides,* die „Barba del Palo“ der spanischen Südamerikaner, welche, wie ihr Name *usneoides* sagt, durch Wachstum und Aussehen aufs Lebhafteste an *Usnea barbata* und andere Flechten unserer Wälder erinnert. Ganz besonders ist es die weiße Farbe, welche diese Pflanzengebilde im trockenen Zustande aufweisen, die diese sonderbare physiognomische Übereinstimmung mit Flechten bedingt.

Die weiße Farbe wird bewirkt durch Zerstreuung des einfallenden Lichtes an den Membranen der wasseraufnehmenden Trichome. Sie ist nur solange vorhanden, als die Kapillarräume zwischen den Schuppenhaaren nicht mit Wasser gefüllt sind; die weiße Farbe verschwindet dagegen, genau wie dies bei unseren Flechten der Fall ist, sofort, wenn genügende Befeuchtung eintritt. „Ein kleiner Wassertropfen auf ein solches Blatt gelegt, verhält sich ganz ähnlich wie auf Fließpapier; er verschwindet in einigen Sekunden und hinterläßt einen dunklen Fleck[5]).“

So ist diese Eigenschaft der extrem atmosphärischen *Bromeliaceae* direkt bedingt durch das Vorhandensein großer Mengen von Schuppenhaaren, die das atmosphärische Wasser aufzunehmen bestimmt sind; es handelt sich also bei der Zerstreuung des Lichtes an den Membranen um eine nur sekundäre Bedeutung besitzende Eigenschaft dieser Schuppenbedeckung.

Trotzdem muß eine derartig auffallende Einrichtung für das Leben der bezeichneten Pflanzen eine gewisse und zwar nicht geringe Bedeutung haben.

Die Beantwortung der Frage, wieviel des einfallenden Lichtes durch diese Schuppen zerstreut wird und welche Bedeutung die Lichtzerstreuung an dem oberflächlichen Schuppenbelag für das Leben der extrem atmosphärischen Bromeliaceen besitzt, wurde mir von Herrn Prof. Mez als Aufgabe gestellt. Ich bin Herrn Prof. Mez hierfür sowie auch für die liebenswürdige Anleitung und Unterstützung, die er mir bei den Untersuchungen selbst zuteil werden ließ, zu außerordentlichem Dank verpflichtet.

Denn durch diese Fragestellung bin ich darauf aufmerksam geworden, daß eine ganze Anzahl ähnlicher Einrichtungen, die mit hoher Wahrscheinlichkeit als Lichtschutzeinrichtungen gedeutet werden können, in anderen Familien des Pflanzenreichs in der Litteratur angemerkt werden, ohne daß bisher Genaueres über die Art und vor allem über die Ergiebigkeit ihrer Wirksamkeit bekannt geworden wäre.

So hat sich die Behandlung meines Themas zu einer allgemeineren Ausführung über Lichtzerstreuung resp. Lichtreflexion an phanerogamen Laubblättern entwickelt.

Speziell habe ich es versucht, die in der (unten zusammengefaßten) Litteratur ohne experimentelle Begründung als Lichtschutzanpassungen beschriebenen Reflex- und Zerstreuungserscheinungen an phanerogamen Laubblättern qualitativ und quantitativ durch Versuche klarzustellen.

[5]) Schimper, A. F. W., Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888. p. 70.

Es sei jedoch besonders darauf hingewiesen, daß sich die nachfolgenden Untersuchungen über Lichtschutz nicht speziell auf die mit dem Auge wahrnehmbaren Lichtstrahlen beziehen, sondern ganz allgemein auf sämtliche von einer Lichtquelle ausgehenden Strahlen.

Historischer Teil.

§ 2.

Theorie der Lichtschutzeinrichtungen.

Die Anschauung, die sich auf die Versuche von Wolkoff[1]), van Tieghem[2]) und Reinke[3]) begründete, daß bei Zunahme der Beleuchtung [bis zu einem gewissen Maximum[3])] die Kohlensäurezerlegung proportional zur Intensität (Konzentration) des Lichtes steige, daß dementsprechend bei stärkster Beleuchtung die stärkste Assimilation, also die intensivste Ausnützung des Lichtes stattfinde, wurde zuerst von Wiesner[4]) als auf Spezialfälle zurückzuführen nachgewiesen. Wiesner[4]) hat gezeigt, daß die Menge des ausnützbaren Lichtes und mit ihr der Lichtgenuß[5]) der Laubblätter verschiedener Landpflanzen außerordentlich verschieden ist. Die Zahl der Pflanzen, die nach ihrer Gestaltung die Fähigkeit besitzen, das gesamte Tageslicht zu genießen, ist nach Wiesner verhältnismäßig sehr gering. Durch die Vermehrung, die Gestalt und die Lage der Organe vermindert die überwiegende Mehrzahl der Gewächse den möglichen Lichtgenuß; wichtiger als das direkte Sonnenlicht ist nämlich für das Pflanzenleben das geschwächte Sonnenlicht und besonders das diffuse Tageslicht[6]). Je größer die herrschende Lichtstärke ist, desto kleiner ist in der Regel der Anteil, der vom Gesamtlicht der Pflanze zugeführt wird[4]). Die Abschwächung des intensiven Sonnenlichtes wird jedoch um so geringer, je niedriger die Temperaturen sind, bei denen die Pflanze zu vegetieren gezwungen ist[4]).

In ausführlichen Arbeiten haben auch Stahl[7]) und Berthold[8]) darauf

---

[1]) Wolkoff, Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67. Bd. 5 p. 12—30.

[2]) van Tieghem, Compt. rend. 1869, Bd. 69 p. 482.

[3]) Reinke, Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Bot. Ztg. 1883, 41. Jahrg. No. 42—44 p. 716, 737.

[4]) Wiesner, J., Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiol. Gebiete. I—V. (1893—1905). Sitzber. d. Wiener Akad. Über das photochemische Klima. Denkschr. d. Wiener Akad. Bd. 64 (1896) und Bd. 67 (1898), u. a. Arb.

[5]) l. c. § 1 Anm. 4.

[6]) cf. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. (1904) p. 109 u. d. daselbst angef. Lit.

[7]) Stahl, Über sog. Kompaßpflanzen 1881. Sep. a. d. Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 15, N. F. Bd. 8 p. 381 ff.

[8]) Berthold, G., Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher daselbst beobachteten Arten. Mitt. a. d. zool. Stat.

hingewiesen, daß für viele Pflanzengruppen die intensivste Beleuchtung keineswegs die vorteilhafteste ist, sondern unter Umständen direkt schädigend wirken kann.

Es berührt das Thema meiner Arbeit nicht, ob die Nachteile, die durch intensive Beleuchtung bei vielen Pflanzen hervorgerufen werden, durch Schädigung der Chromatophoren oder der Protoplasten zustande kommen[9]; jedenfalls steht fest, daß viele Pflanzen keineswegs bei voller Sonnenbestrahlung die Höchstmenge der Lichtausnützung erreichen, sondern herabgeminderten Lichtgenuß erstreben.

Schon durch die Versuche von Detlefsen[10] und Pfeffer[11] wurde nachgewiesen, daß nur eine ganz geringe Menge der zugestrahlten Sonnenstrahlen für die Assimilation zur Verwendung kommt. Den in der Kohlensäurezersetzung nutzbar gemachten Teil berechnet Pfeffer bei *Nerium Oleander* zu weniger als ein Prozent der gesamten Sonnenstrahlen und auch nach Detlefsen beträgt er nur ca. 0,8%[12]. Im besonderen fand Detlefsen bei *Urtica dioica* 0,9%, bei *Asarum europaeum* 1,1%. Detlefsen kam es bei seinen Versuchen vor allem darauf an, zu zeigen, „daß die Bewegungsenergie des von einem Blattstück durchgelassenen Sonnenlichtes, gemessen an der Erwärmung eines kleinen Thermoelements, kleiner ist, wenn das Blattstück sich in Luft befindet, die 10% Kohlensäure enthält, als wenn es in kohlensäurefreier Luft ist, und daß ferner die gefundene Verminderung der Bewegungsenergie des Lichtes bei der Assimilation mit der oben berechneten Zahl genügend übereinstimmt".

Andere Forscher[13] dagegen betonten, daß die Menge der Sonnenstrahlen, die zur Assimilation verwendet wird, ziemlich bedeutend ist (bis 40% der Gesamtmenge der Sonnenstrahlen), und auch Linsbauer[14] gibt in einer neueren Arbeit über die Durchleuchtung von Laubblättern an, „daß ein großer Teil des auffallenden Lichtes im Blatt zurückgehalten wird", wovon er nur die Verhältnisse ausschließt, die bei sehr schief auffallenden Sonnenstrahlen und bei lackierten Blättern auftreten.

zu Neapel, 1882, Bd. III. p. 393—536, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882 Bd. 13 p. 569—717.

[9]) cf. Pfeffer, l. c. I. (1897) p. 344.

[10]) Detlefsen, Die Lichtabsorption in assimilierenden Blättern. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg 1888 Bd. III. p. 543.

[11]) Pfeffer, l. c. I. p. 331.

[12]) Detlefsen, l. c. p. 542 und „Wissen der Gegenwart", Leipzig-Prag 1887 Bd. 59 p. 133 ff.

[13]) Engelmann, Bot. Ztg. 1884 p. 102, 1886 p. 68, 1888 p. 689.

Timirjasew, Über die Menge der nützlichen Arbeit, welche Chlorophyll leistet; Arb. d. St. Petersb. Ges. d. Naturf. Bd. XIII., H. 1 1882 p. 9—10. (Russisch) Ref. 46 J. bot. J. 1885 Bd. XIIIa. p. 21.

[14]) Linsbauer, L., Untersuchungen über die Durchleuchtung von Laubblättern. Bot. C. Beihefte 10. 1901 p. 77.

Eine Klärung werden diese widersprechenden Angaben dadurch erhalten, daß die Verallgemeinerung der an wenigen Objekten gewonnenen Resultate eingeschränkt und die individuellen Verhältnisse mehr in den Vordergrund gestellt werden.

Das verschiedene Verhalten verschiedenartiger Untersuchungsobjekte wird offenbar durch Anpassungsverhältnisse bedingt, wobei besonders die submersen Wasserpflanzen sich, ihrem ganzen abweichenden Gasaustausch und ihren speziellen Erwärmungsverhältnissen entsprechend, anders zu verhalten scheinen als Landpflanzen. Für diese gelten jedenfalls die Angaben Reinkes[15]) über Proportionalität von Beleuchtung und Assimilation nicht, wie ganz besonders auch aus den neuest erschienenen Arbeiten von Brown und Escombe[16]) und Blackman und Matthaei[17]) hervorgeht, die durch zahlreiche Versuche nachweisen, daß die Lichtintensität, welche zur Assimilation verwendet wird, eine zwar die Angaben von Detlefsen und Pfeffer übersteigende, aber immerhin sehr geringe und ganz konstante ist, so daß alle weiteren Strahlen, soweit sie im Blatte verbleiben, nicht auf die Assimilation, sondern auf die Verdunstungsgröße allein Einfluß besitzen.

Die von Brown und Escombe zu ihren Versuchen benutzten Blätter stammten von krautigen Pflanzen, z. B. *Helianthus annuus, Senecio grandifolius, Petasites albus* und *officinalis, Tropaeolum majus, Polygonum Weyrichii* und *P. sachalinense* etc. Die Versuche zeigten, daß das Blatt in der Umwandlung der Strahlen sehr verschwenderisch ist, insofern nur ein sehr kleiner Teil der einfallenden Sonnenstrahlen für die Hauptfunktion des Blattes, die Photosynthese, verbraucht wird. Selbst in sehr gemäßigtem Sonnenlicht sind die photosynthetischen Strahlen in größerer Menge vertreten als sie das Batt gebrauchen kann; daher konnte auch die Intensität der Sonnenstrahlen auf $^1/_{12}$ der ursprünglichen reduziert werden, ehe eine merkliche Verminderung der assimilatorischen Tätigkeit eintrat[18]).

Dadurch werden nun die bei Landpflanzen, speziell bei Arten trockener Standorte sich findenden extremen Lichtschutzeinrichtungen verständlich.

Durch zahlreiche Beobachtungen und Kulturversuche, besonders in neuerer Zeit[19]), ist nämlich gezeigt worden, daß viele Pflanzen infolge äußerer Ein-

[15]) l. c. § 2 Anm. 3.

[16]) Brown and Escombe, Researches on some of the physiological processes of green leaves with special reference to the interchange of energy between the leaf and its surroundings. Proc. of the Roy. Soc. of London, Series B. Vol. LXXVI. 1905 p. 86.

[17]) Blackman and Miss Matthaei, Experimental researches in vegetable assimilation and respiration. IV. A quantitative study of carbon dioxide assimilation and leaf temperature in natural illumination. Proc. of the Roy. Soc. of London. Series B. Vol. LXXVI. 1905 p. 458.

[18]) Brown and Escombe, l. c. p. 86.

[19]) Hansgirg, Phyllobiologie 1903 p. 17—20, 24—26, 28.

wirkungen (z. B. Trockenheit, Wärme, Licht usw.) oft in kurzer Zeit entsprechende Anpassungserscheinungen ausbilden, die bei hinreichend stark einwirkenden äußeren Faktoren geradezu zu Schutzanpassungen werden.

In den Tropen, wo infolge des intensiven Sonnenlichtes, langanhaltender Trockenheit und Regengüsse etc., diese Schutzeinrichtungen natürlich stärker hervortreten, als in unserer gemässigten Zone, sind denn auch die zahlreichsten Beobachtungen dieser Art gemacht worden; allen diesen Beobachtungen werden jedoch noch phylogenetische Untersuchungen und physiologische Experimente angereiht werden müssen, um noch so manches Zweifelhafte und unerklärt Gebliebene in exakter Weise zu entscheiden und zu begründen[20]).

§ 3.

Die bisher beschriebenen Lichtschutzeinrichtungen.

Von den im Pflanzenreich bekannt gewordenen Lichtschutzeinrichtungen seien genannt:

1. Die Bewegungsfähigkeit der Chlorophyllkörner.
2. Einstellung der Blätter in den Schatten anderer Organe:
   a) ältere Laubblätter als Lichtschutz,
   b) Nebenblätter als Lichtschutz,
   c) Blattscheiden als Lichtschutz,
   d) Zusammendrängung der Vegetationsorgane zu dichten Haufen, Polstern und Rasen.
3. Periodische Bewegungen der Laubblätter.
4. Meridian- (Profil-) Stellung turgescenter Blätter.
5. Profilstellung nicht-turgescenter Blätter.
6. Einrollung, Faltung und Runzelung der Blätter.
7. Entwicklung einer glänzenden Oberfläche.
8. Dichte Haarbekleidung.
9. Ausbildung cuticularer Wachsschichten.
10. Krystallinische, salzkrustenbildende Überzüge und Kalkablagerungen.
11. Anatomische Struktur der Sonnenblätter.
12. Roter Farbstoff.
13. Panachierte Blätter.
14. Zellinhaltsbestandteile.
15. Einige andere angebliche Lichtschutzeinrichtungen: Sekretion leicht flüchtiger ätherischer Öle, die Nervatur der Blätter und der die Blattflächen bedeckende Staub.

---

[20]) Hansgirg, l. c. p. 20, 49, 476.
Ursprung, Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter, Bibliotheca Botanica, Heft 60, Stuttgart 1903, p. 79, 112 u. a.

In der vorliegenden Abhandlung eine allgemeine Aufzählung und Kritik der in Frage kommenden Litteratur zu unternehmen, kann nicht beabsichtigt werden. Dagegen will ich die wichtigsten Ergebnisse der bisherigen Forschung, nach den eben angeführten 15 Gesichtspunkten geordnet, zusammenstellen, wobei ich nur auf die zuverlässigeren Publikationen zurückkomme, denn bei einer großen Anzahl der die Lichtschutzeinrichtungen behandelnden Publikationen fällt auf, daß die Fragestellung wenig exakt ist, die Resultate nur selten auf experimentellem Wege bestätigt und die Größe der einwirkenden Faktoren noch seltener gemessen wurde.

§ 4.

1. Bewegungsfähigkeit der Chlorophyllkörner.

Daß durch intensives Licht die Chlorophyllkörner zerstört werden können, haben Wiesner[1] u. a. eingehend dargetan. Die photischen Orientierungen der Chloroplasten müssen daher als ein direktes Schutzmittel angesehen werden, um die Chlorophyllkörner vor dem Einfluß des zu intensiven Lichtes zu bewahren[2]. Die Chlorophyllkörner wandern dabei aus der Flächen- in die Profilstellung[3]; es ist dieser Vorgang manchmal auch schon daran zu erkennen, daß bei der Flächenstellung das betreffende Organ lebhaft grün, bei der Profilstellung dagegen viel heller erscheint[4], womit natürlich nicht die Erscheinung verwechselt werden darf, die durch partielle Zerstörung des Chlorophylls bewirkt wird. Während die Chlorophyllkörner im Schwammparenchym bei schwacher Beleuchtung Flächenstellung, bei intensiver Beleuchtung Profilstellung annehmen, zeigen die Chlorophyllkörner im Palisadenparenchym nur Profilstellung[5]. In diesem Fall ist die Eigenschaft mancher unbeweglicher Chloroplasten, im Sonnenlicht sich abzuflachen und der Zellwand eng anzuschmiegen, im diffusen Licht dagegen sich abzurunden und halbkugelförmig in das Zelllumen hineinzuragen, vielfach vorteilhaft[6]. Das parallel zur Längsachse einfallende Licht trifft im ersteren Fall die Chlorophyllkörner unter einem spitzeren Winkel und wird dadurch in seiner Wirkung geschwächt[7].

---

[1]) Wiesner, J., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. Festschr. zur Feier d. 25jährig. Besteh. d. K. K. zool. bot. Ges. in Wien. 1876 p. 34—40.

[2]) Pfeffer, l. c. II. p. 779.

[3]) ibid. p. 780—783.

[4]) ibid. p. 787.

[5]) Stahl, E., Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. De Barys Bot. Ztg. Leipzig 1880. 38. Jahrgang No. 51 p. 870.

[6]) Stahl, E., Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg. 1880 No. 18—24 p. 365.

[7]) cf. Pfeffer, l. c. II. p. 784.

In den Tropen nehmen die Blätter mancher Gewächse, die geringerer Lichtintensität angepaßt und im Schatten von lebhaft grüner Farbe sind, im Sonnenschein eine gelbliche bis weiße Farbe an. Die in indischen Städten häufig als Alleebaum gepflanzte *Pisonia alba* Spanoghe, die als ein typisches Beispiel einer bezüglich des Chlorophyllschutzes unvollkommen eingerichteten Pflanze dienen kann[8], zeigt an sonnigen Stellen ein durch Schädigung des Chlorophylls bewirktes, auffallend helles Gelb bis Weiß des Laubes[9]. Auch bei anderen Pflanzen der Tropen wird durch das Licht häufig die Chlorophyllbildung unterdrückt[8].

Diese Erscheinung ist nicht mit dem längeren Hinausschieben der Chlorophyllbildung zu verwechseln, das als Schutzeinrichtung des Chlorophylls in jugendlichen Blättern zu deuten ist (z. B. *Connarus villosus*)[8]. Von unseren einheimischen Pflanzen zeigen viele Laubhölzer, z. B. Weiden, Pappeln, Eichen usw. solche durch starke Beleuchtung hervorgerufene Verblassung; durch künstliche Abdämpfung des Lichtes ergrünen diese bleichsüchtigen Sommertriebe wieder in normaler Weise[10].

§ 5.

2. Einstellung in den Schatten anderer Organe.

a) Ältere Laubblätter als Lichtschutz.

Junge Vegetationsorgane entziehen sich häufig dadurch der Wirkung eines zu intensiven Lichtes, daß sie sich in den Schlagschatten älterer Organe derselben Art stellen. Während z. B. die im diffusen Licht lebenden krautartigen Gewächse ihre jungen Blätter direkt dem Lichte darbieten, bergen sich die jüngsten Blätter solcher Pflanzen, die in verhältnismäßig starkem Licht sich entwickelt haben, im Schatten der älteren Blätter[1]. Sehr schön ist dies z. B. bei *Lysimachia Nummularia* zu beobachten[2]. Von in den Tropen heimischen Pflanzen werden erwähnt: *Uvaria purpurea, Gossypium* und *Begonia,* wo die älteren Blätter ein schützendes Dach über den jüngeren bilden[3]. Aber auch umgekehrt kommt bei tropischen Gewächsen nicht selten der auf den ersten Blick ganz paradox erscheinende Fall vor, daß die jüngeren Blätter durch Deckung den älteren als Schutz bei der Chlorophyllbildung dienen. Dies ist dann der Fall, wenn

---

[8]) Wiesner, J., Pflanzenphysiologische Mitt. aus Buitenzorg (I. II.) Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Cl. Bd. CIII., Abt. I. Wien 1894 p. 34.

[9]) Wiesner, l. c. p. 8—36.

[10]) Wiesner, Die natürl. Einricht. zum Schutze etc. l. c. p. 48.

[1]) Wiesner, l. c. p. 41.

[2]) ibid.

[3]) Potter, M. C., Observations on the protection of buds in the tropics. 1892. The Journ. of the Linn. Soc. vol. XXVIII. No. 195 Oct. 31, 1891 p. 343 bis 352.

die Chlorophyllbildung hinausgeschoben ist, die jüngsten Organe des Lichtschutzes also weniger bedürfen als die etwas älteren, im Stadium der Ergrünung begriffenen[4]).

b) Nebenblätter als Lichtschutz.

Auch die Nebenblätter sind imstande, unter Umständen einen ganz wesentlichen Schutz gegen grelle Lichtwirkung zu bieten. Dies ist der Fall z. B. bei *Humulus Lupulus,* dessen blattartig ausgebildeten, die jungen Laubblätter überragenden Nebenblätter während ihrer Funktion als Lichtdämpfer meist eine mehr oder weniger starke Zerstörung des Chlorophylls erleiden und dabei eine gelbliche oder rötliche Farbe annehmen. Werden die Nebenblätter mit der Spitze nach abwärts gekehrt und am Stamme festgebunden, so verkümmern die Laubblätter um so eher, je größer die herrschende Lichtintensität ist[5]). Bei vielen Papilionaceen, so z. B. bei *Pisum sativum,* bei *Fragaria vesca* etc. werden die nächst jüngeren Blätter von den Nebenblättern der älteren, bereits entwickelten Blätter bedeckt; bei *Pisum sativum* werden auf diese Weise sogar ganze, mit mehreren Blättern bedeckte Sprosse in den Schatten gestellt[6]). Welche hervorragende Rolle hier gerade der Lichtschutz spielt, zeigen in ähnlicher Weise wie beim Hopfen angestellte Versuche, wobei „die jüngsten, im ersten Ergrünen begriffenen Blattorgane im Sonnenlichte verkümmern, selbst wenn die Versuchspflanze in einem hell erleuchteten feuchten Raume aufgestellt wird, also die schädigende Wirkung starker Verdunstung ausgeschlossen ist“ [7]).

Bei denjenigen Pflanzen, die der Nebenblätter nicht weiter bedürfen, verwelken sie und fallen ab oder verkümmern, und sie wirken nicht als Lichtdämpfer bei Pflanzen, die andere Lichtschutzmittel besitzen (z. B. Papilionaceen)[8]).

c) Blattscheiden als Lichtschutz.

An Monocotylen, bes. Gräsern, sind die chorophyllarmen Blattscheiden oft als lichtdämpfend anzusehen; erst unter dem Schutze dieser Scheiden kommen die grünen Blätter zur Entwicklung (z. B. *Phragmites communis* etc.) Werden an etiolierten Keimlingen die Scheiden entfernt und die Pflänzchen im dampfgesättigten Raum in grelles Licht gebracht, so ergrünt das erste Blatt nur schwach und erst hinter diesem entsteht ein normal ergrüntes Blatt.

d) Zusammendrängung der Vegetationsorgane zu dichten Haufen, Polstern und Rasen.

Ein Schutz gegen zu starke Insolation wird manchmal durch das Auftreten polster- und rasenförmigen Wuchses erreicht, der bei Wüstenpflanzen

---

[4]) Wiesner, Pflanzenphysiol. Mitt. l. c. p. 33.

[5]) Wiesner, Die natürl. Einricht. l. c p. 46—47.

[6]) Vgl. auch Goebel, Organographie I. (1898) p. 108—111.

[7]) Wiesner, Die natürl. Einricht. l. c. p. 47, vgl. aber auch entgegengesetzte Angaben bei Goebel, Organographie I. (1898) p. 180, 181.

[8]) Wiesner, l. c. ibid.
Hansgirg, Phyllobiologie 1903 p. 462.

(Zilla myagroides, Astragalus Forskalii) häufig beobachtet[9] und z. B. für eine große Zahl chilenischer Gewächse der verschiedensten Familien (Cruciferen, Caryophylleen, Oxalidaceen, Saxifragaceen, Ericaceen etc.) charakteristisch ist[10]. In der arktischen Flora und im Hochgebirge tritt der Polsterwuchs als Lichtschutz häufig an die Stelle anderer Schutzmittel (z. B. allseitiger Behaarung)[11]. Bei den an sonnigen Standorten vorkommenden Moosen (z. B. *Funaria hygrometrica Hedw.*) schützen sich die oberen Blätter durch dichten knospenartigen Zusammenschluß, und bei *Bryum argenteum L.* sind die oberen Blättchen ebenfalls dichter gedrängt als die unteren, in Schattenlage stehenden. Eine wesentliche Bedeutung scheint diese Art von Lichtschutz allerdings nicht zu haben, denn trotz der Zusammendrängung wird meist so wenig Chlorophyll erhalten, daß sich die Blättchen sehr schnell verfärben[12].

Bei buschförmig wachsenden Algen dagegen, wie *Stypocaulon, Haliseris, Rytiphlaea* etc., wechselt die Dichtigkeit des Wuchses mit der veränderten Intensität der Beleuchtung innerhalb ziemlich weiter Grenzen, indem bei stärkerer Beleuchtung die im Innern verborgenen Teile begünstigt wachsen, während an den frei gelegenen Spitzen das Wachstum oft vollständig eingestellt werden kann[13].

Zu berücksichtigen ist jedoch bei den hier angegebenen Beobachtungen an höheren Pflanzen und Moosen, daß es nicht das Licht allein, sondern eine Summe der verschiedenartigsten Ursachen sein dürfte, welche den Polsterwuchs hervorruft. So hat Grisebach[14] den Polsterwuchs der alpinen und arktischen Gewächse zurückgeführt auf den Schneedruck, die Nötigung vegetativer Vermehrung sowie auf die Bereitstellung möglichst großer assimilierender Flächen direkt nach der Schneeschmelze; Hansen[15] macht auf die schützende Einrichtung des Polsterwuchses gegen Winde aufmerksam, und auch unter den Schutzmitteln gegen übermäßige Transpiration wird diese Wuchsform erwähnt[16]. Diese Deutungen haben mindestens die gleiche Wahrscheinlichkeit für sich wie diejenige als Lichtschutzeinrichtung, besonders

[9]) Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887 Berlin (Gebr. Bornträger) p. 18, 42.

[10]) Reiche, K., Über polster- und deckenförmig wachsende Pflanzen. Verh. d. Deutsch. wiss. Vereins zu Santiago. Berlin (Friedländer) 1893. II. Bd. Heft 5 und 6, p. 306 ff.

[11]) Hansgirg, l. c. p. 180.

[12]) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 41.

[13]) Berthold, Mitt. d. Zool. Stat. Neapel, l. c. p. 418.

[14]) Grisebach, Die Vegetation der Erde. I. Leipzig 1872 p. 15 ff., 146.

[15]) Hansen, Vegetation der ostfriesischen Inseln p. 73. Flora und Vegetation des Vogelberges von Spilger, mit Vorwort von Hansen. Giessen 1903 p. 99, 100.

[16]) Ramme, Die wichtigsten Schutzeinrichtungen der Vegetationsorgane der Pflanzen. I. und II. Teil. 1895, 1896. Progr. des Fr. Realgym. Berlin. II. p. 12, 13.

wenn man bedenkt, daß bei arktischen Gewächsen ein Übermaß an Licht deswegen nicht zu fürchten ist, weil, wie Wiesner[17] gezeigt hat, bei niederer Lufttemperatur eine hohe Beleuchtungsintensität sogar vorteilhaft ist.

§ 6.

3. Periodische Bewegungen der Laubblätter.

Die unter der Wirkung verschiedener Lichtintensitäten von den Fiederblättchen von *Robinia Pseudacacia* ausgeführten periodischen Bewegungen sind schon sehr lange bekannt[1]), und besonders auffällig gerade an vielen Papilionaceen, Mimosaceen und Caesalpiniaceen beobachtet worden[2]). Die Fiederblättchen von *Robinia Pseudacacia* klappen nämlich im Dunkeln nach unten zusammen (Schlafstellung), stehen im diffusen Tageslicht wagerecht ausgebreitet, also in der „fixen Lichtlage“[3]), und richten sich am Tage mit steigender Lichtintensität mehr und mehr auf, bis die einfallenden Lichtstrahlen in einem mehr oder weniger spitzen Winkel gegen die Blattoberseite gerichtet sind[4]), wodurch ihre Intensität bedeutend verringert wird. Hellgrüne Robinien-Blätter, die durch Drähte künstlich in horizontaler Lage festgehalten wurden, zeigten nach vier Tagen ein deutliches Verblassen, während die sich frei bewegenden Fiederblättchen ein Verblassen nicht erkennen ließen[5]). Dieses Resultat wurde auch dann erzielt, wenn die Sonnenstrahlen nicht gegen die Oberseite, sondern gegen die Unterseite des Blattes und der Blättchen gelenkt waren[6]).

Bei *Oxalis* wird durch eine starke diffuse Beleuchtung eine Senkung der Blättchen bewirkt[7]).

Bei *Gleditschia* finden sich drei Formen von Blättern mit verschiedenem Grade von Beweglichkeit; die doppeltgefiederten an den oberen Zweigen sind am bewegungsfähigsten. Da das Zusammenfalten der Blättchen auch

---

[17]) Wiesner, J., Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete. (Photometr. Unters. auf pflanzenphysiol. Gebiet., 3. Abh.) Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-nat. Cl. Abt. I. Bd. CIX. Wien 1900 p. 371 ff.

[1]) Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875 p. 62.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiol. l. c. II. p. 488 Anm. 1, vergl. auch:

Johow, F., Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884 p. 295.

Wiesner, J., Pflanzenphysiol. Mitt. aus B. l. c. p. 24. — An den Mimosen, an Leucadendren und Bauhinien bemerkte schon Livingstone bei seinem Aufenthalte in Südafrika, daß sie an sehr heißen Tagen ihre Blätter zusammenfalteten. Geogr. Mitt. 1858 p. 199.

[3]) Wiesner versteht unter „fixer Lichtlage“ diejenige Stellung der Blätter, die sie mit ihrer Oberfläche in der Regel dem diffusen Tageslichte gegenüber einnehmen und die, für die Zwecke der Assimilation, die günstigste Beleuchtung darstellt.

[4]) Pfeffer, l. c. II. p. 695.

[5]) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 46.

[6]) Pfeffer, l. c. ibid.

[7]) Pfeffer, Die periodischen Beweg. etc. l. c. p. 60.

bei sehr starker Beleuchtung im Sommer durch die direkten Sonnenstrahlen erfolgt, so dient diese Schrägstellung ebenfalls als Schutz vor zu starker Erwärmung [8]).

Eine zu den einfallenden Lichtstrahlen absolut parallele Stellung der Blattflächen ist praktisch freilich nicht möglich, da ja die Blätter keine mathematisch parallelen Blattseiten ausbilden. Die Lichtstrahlen werden daher den der Lichtquelle zugekehrten Rand des Blattes zuweilen ganz besonders treffen, und so ist auch in der Tat, besonders an *Phaseolus*-Arten, eine wahrscheinlich auf obigen Ursachen beruhende auffällige Zerstörung des Chlorophylls am Rande der Blätter wahrgenommen worden [9]).

Besonders erwähnt wird ferner die Eigenschaft erwachsener Blätter der Gattungen *Bauhinia, Schnellia, Casparea* und Verwandten, sich bei intensiver Beleuchtung um den Mittelnerven nach oben zusammenzulegen, um bei sinkender Lichtintensität sich wieder flach auszubreiten [10]).

Mit der Beleuchtungsintensität hängt zusammen, daß die Laubblätter verschiedener Papilionaceen in südlichen Ländern bedeutend ansehnlichere Bewegungen ausführen als bei uns [11]), ebenso wie viele Gramineen besonders der warmen Länder durch xerotropische Bewegungen sich der Wirkung der direkten Sonnenstrahlen entziehen [12]).

Natürlich ist nicht zu verkennen, daß durch die Stellung der bei stärkerer Beleuchtung mit den Oberseiten (*Astragalus-, Robinia*-Arten) oder Unterseiten (*Oxalis* etc.) sich berührenden Blätter auch gleichzeitig indirekt oder direkt ein Transpirationsschutz erreicht wird [13]).

Wenn aber ein solches Streben bestimmter Blätter, sich zur Einfallsrichtung des Lichtes annähernd parallel zu stellen, erst bei intensiver Beleuchtung bemerkbar wird, so ist dies jedenfalls als eine zweckentsprechende Schutzeinrichtung aufzufassen [14]).

§ 7.

4. Meridian- (Profil-) Stellung turgescenter Blätter.

Besonders bekannt als Lichtschutzeinrichtung ist die Meridianstellung der Laubblätter, die für manche Florengebiete, z. B. die Flora Australiens, so

---

[8]) Popow, L., Der physiol. Nutzen der Erscheinungen des Schlafes und des Wachens der Blätter. Reden und Protok. d. VI. Versamml. russ. Naturf. und Ärzte in St. Petersburg. 20.—30. Dez. 1879. St. Petersb. 1880 p. 31—37 (russisch). Ref. J. bot. J. Bd. 8a 1880, Ref. 64 p. 278 - 280.

[9]) Wiesner, l. c. p. 44.

[10]) Johow, F., l. c. p. 296.

[11]) Hansgirg, Photodynamische Untersuchungen. Vorl. Mitt. Österr. Bot. Ztg. XL. Jahrg., Wien 1890 p. 48—53, p. 50.

[12]) Parlatore, E., Movimenti fogliari nelle Graminacee. S. A. aus Rendiconto della R. Ac. Bologna 1894. Ref. J. bot. J. Bd. XXIIa. 1894 Ref. 110 p. 253.

[13]) Hansgirg, Phyllobiologie l. c. p. 192.

Stahl, Über die Bedeutung des Pflanzenschlafs. Vorl. Mitt. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XIII. 1895 p. 183.

[14]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. l. c. p. 686.

charakteristisch und die Ursache der dortigen schattenlosen Wälder ist[1]. Solche Profilstellung zeigen z. B. die Phyllodien der neuholländischen Acacien und die *Eucalyptus*-Arten[2].

„Das tropische Laubblatt" — sagt Haberlandt[3]) — „hat weit mehr (als das der gemäßigten Vegetationsgebiete) mit der direkten Insolation zu rechnen und sich vor den nachteiligen Folgen derselben zu schützen. Es nimmt gewöhnlich eine solche Stellung an, daß die Strahlen der höher stehenden Sonne unter spitzem Winkel die Blätter treffen".

Bei den sogenannten Kompaßpflanzen *Lactuca virosa, Silphium laciniatum, Lactuca Scariola*[4]) etc. wird die Meridianstellung nur durch die intensive Mittagssonne bewirkt; daher sind die Blätter nur bei solchen Exemplaren nach Nord und Süd gerichtet, die auf sonnigen, trockenen Standorten erwachsen sind, während an feuchten, schattigen Standorten vegetierende Pflanzen diese Stellung nicht zeigen[5]).

Die fixe Lichtlage der Kompaßpflanzen unterscheidet sich von derjenigen aller übrigen Gewächse dadurch, daß sie nicht durch diffuses, sondern durch direktes Sonnenlicht hervorgerufen wird[6]).

Nach dem gleichen Prinzip schützen sich die jedoch nicht als Kompaßpflanzen zu bezeichnenden Bäume des tropischen Amerika mit schräg oder vertikal gestellten Laubblättern oder steil nach oben strebendem Gezweig (z. B. die Sapoteen). Steil nach oben gerichtete Blätter haben ferner *Ravenala madagascariensis,* zahlreiche Liliaceen und Amaryllideen[7]). Bei den die Mangrove-Formation bildenden Bäumen[8]), (z. B. *Rhizophora Mangle, Avicennia nitida, Conocarpus erecta*) werden die Blätter durch Aufwärtskrümmungen vertikal orientiert. Bei einigen Gramineen *(Olyra latifolia),* Bambuseen und Aroideen (*Philodendron*-Arten etc.) ist die Spreite vertikal abwärts gekrümmt. In der westindischen Flora kommt bei den mit einer Mittelrippe versehenen Dicotylen-Blättern (z. B. bei *Bryophyllum calycinum, Vanguieria edulis. Couroupita guinensis*) die Profilstellung dadurch zustande, daß die beiden Hälften der Lamina bei den Sonnenblättern eine umgekehrt dachförmige, keilförmige Figur bilden, während die Schattenblätter flache einheitliche Scheiben zeigen[7]).

---

[1]) Vgl. Grisebach, Vegetation der Erde, II. Leipzig 1884 p. 195 ff.

[2]) Hansgirg, l. c. p. 142 ff. dauernde Profilstellung beim *Eucalyptus*- und *Iris*-Typus.

[3]) Haberlandt, G., Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893 p. 110, 111.

[4]) Ascherson erwähnt in seiner „Flora von Brandenburg", p. 378, daß nach Koch auch *Lactuca sativa* auf magerem Boden senkrechte Blattstellung zeigt und dann *Lactuca Scariola* sehr ähnlich sieht.

[5]) Stahl, Über sogenannte Kompaßpflanzen. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. 15. Bd. N. F. Bd. 8. Jena 1881 p. 381 ff. — Zusammenstell. d. Lit. über Kompaßpfl. bei Bay, Ch., Physiologische Fragmente aus Missouri. Botanical Garden, I. Kompaßpfl Botanic Gazette 1894 Bd. 19 p. 251.

[6]) Ramme, l. c. I. p. 20. [7]) Johow, l. c. p. 289—293.

[8]) Warming, Oekologie 1902 p. 315.

Aber nicht nur bei ungeteilten Blattspreiten kommen solche Schrägstellungen vor, sondern auch bei gefiederten und handförmig geteilten Blättern.

Die Fiedern sind, wie die /\\-förmig gebeugten Blattfiedern der Cocos-Palme, entweder dauernd nach unten zurückgeschlagen (z. B. bei *Averrhoa Bilimbi (Oxalidaceae), Eperua falcata (Caesalpiniaceae)*, und bilden wie *Pachira aquatica* bei den handförmig geteilten Blättern einen spitzen Kegel (*Jatropha incisa, Sciadophyllum*-Arten), oder sie sind wie die im Querschnitt \\/-förmigen Fiedern von *Chrysodium vulgare* schräg aufgerichtet (z. B. *Bactris*-Arten und Cycadeen) und bilden bei den gefingerten Blättern, wie z. B. *Cecropia peltata*, einen mit der Spitze nach unten gerichteten Kegel (*Tecoma pentaphylla, Cleome pentaphylla*)[9].

Dauernd herabgekrümmte und so vor intensiver Beleuchtung geschützte Spreiten besitzt z. B. *Miconia officinalis*[10]. Häufig stehen auch junge Blätter (z. B. *Nerium Oleander*) ziemlich aufrecht in der Richtung der sie tragenden Stengel; erst später bieten sie ihre Fläche den einfallenden Sonnenstrahlen dar. Ganz analog verhalten sich die rosettenförmig angeordneten Wurzelblätter, die jungen Blätter der Gräser und vieler anderer Monocotylen[11]. Der Schutz, den diese aufrechte Stellung gewährleistet, ist auch der Grund, weshalb die jungen Blätter der Licht- und Schattenpflanzen in den Tropen im Ergrünungszustand nur geringe Unterschiede zeigen[12].

Von unseren einheimischen Pflanzen seien noch genannt: *Humulus Lupulus, Marrubium vulgare, Thesium*-Arten, *Aspidium Filix mas, Geranium sanguineum* u. a., die, wie Stahl auf den sonnigen Muschelkalkbergen Jenas zu beobachten Gelegenheit hatte, ebenfalls Vertikal- (nicht Meridian-)Stellung der Blätter zeigten. Eine Vertikalstellung der Blätter ist es auch, wenn bei *Picea excelsa* die Nadeln an hellen Standorten gleichmäßig rings herum von den Axen abstehen, im tiefen Schatten dagegen sich scheiteln. Beispiele für Wasserpflanzen, für die Stahl allerdings einen Schutz gegen zu starke Beleuchtung nicht für wesentlich hält, sind: *Alisma Plantago, Sagittaria* und die in die Luft ragenden Blätter von *Nymphaea* und *Nelumbium*[13].

Von welchem Einfluß die Profilstellung ist, das haben experimentelle Untersuchungen[14] an den abgeplatteten Zweigen von *Opuntia* gelehrt, die ein Maximum der Erwärmung aufwiesen, wenn sie mit der Fläche, ein Minimum, wenn sie mit der Kante der Sonne ausgesetzt waren.

---

9) Johow, l. c. ibid.

10) Hansgirg, l. c. p. 270 Fig. 37.

11) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 44.

12) Wiesner, Pflanzenphysiol. Mitt. etc. l. c. p. 35.

13) Stahl, E., Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Ztschr. f. Naturw. 16. Bd. N. F. Bd. IX. Jena 1882 p. 187—192.

14) Passerini, N., Sullo sviluppo di calore in alcune piante e sulla temperatura che assumono gli organi vegetali durante la insolazione. Nuovo giornale bot. it., nuova serie Memor. dell. Soc. bot. it. Firenze VIII. 1901 p. 64—74.

§ 8.

5. Profilstellung nicht turgescenter Blätter.

Eine der merkwürdigsten Lichtschutzeinrichtungen stellt die Erscheinung dar, daß bei manchen Pflanzen feuchttropischer Gebiete die Blätter lange einen Zustand geminderten Turgors behalten und dadurch befähigt sind, vertikal herabzuhängen; das intensive Zenithlicht geht dadurch an diesen Blättern vorbei oder tritt nur sehr geschwächt in sie ein. Ein weiterer Schutz kommt häufig noch hinzu: daß nämlich die Chlorophyllbildung weit hinausgeschoben wird (z. B. *Amherstia nobilis, Cynometra, Theobroma Cacao* u. a.)[1]. An sonnigen Standorten hängen die ungeheuren Blattspreiten von *Musa paradisiaca* und *sapientum* zu beiden Seiten des Mittelnerven schlaff nach unten; im Schatten dagegen sind sie straff ausgebreitet[2]. Einige *Anthurium*-Arten endlich, *Platycerium* u. a. verharren mit ihren Blattspreiten zeitlebens in der Hängelage[3].

Aber nicht nur Blätter, sondern ganze Zweige bleiben oft lange Zeit turgorlos und hängen dann senkrecht herab[4]; die jungen Triebe und Blätter der Caesalpiniaceen, die nach Keeble sämtlich schattenliebend sind, schützen sich so gegen direktes Sonnenlicht und gegen zu starke Transpiration[5]. Dagegen kommt Stahl[6], im Gegensatz zu Keeble, zu dem Schluß, daß die Hängelage junger Blätter lediglich eine Anpassung an starke Regengüsse sei, die in den Tropen fast immer senkrecht niedergingen und so die in gleicher Richtung hängenden jungen Blätter durch Zerreißung wenig gefährden könnten[7].

Von bei uns vorkommenden Pflanzen seien noch genannt: *Aesculus Hippocastanum*, mit in der Jugend herabhängenden Blättchen und die an die oben erwähnten Hängezweige erinnernden jungen, herabgekrümmten Triebe von *Corylus avellana* und *Tilia parvifolia*[8].

§ 9.

6. Einrollung, Faltung und Runzelung der Blätter.

Unter dem Einfluß einer starken, grellen Beleuchtung rollen sich bei vielen Pflanzen die Blattränder derart ein, daß sich die dichtbehaarte Unterseite

[1]) Wiesner, Pflanzenphysiol. Mitt. aus B. etc. l. c. p. 25—30, vgl. auch Wiesner, Beobachtungen über Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls tropischer Gewächse. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math. nat. Cl. Abt. I. Bd. CIII. 1894 p. 22—36.

[2]) Johow, l. c. p. 293. — Es sei hier auch hingewiesen auf den *Mangifera*-Typus der Hängeblätter: Hansgirg, l. c. p. 130, vgl. auch Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg. Vol. XI. 1893 p. 142—144.

[3]) Stahl, l. c. p. 150—151. [4]) ibid. p. 144 ff.

[5]) Keeble, F. W., The hanging foliage of certain tropical trees. Ann. of Bot. IX. 1895 p. 59—93.

[6]) Stahl, l. c. p. 149. [7]) ibid. p. 150.

[8]) Stahl, l. c. p. 145.

nach oben wendet und die meist kahle oder schwach behaarte Oberseite dadurch gut geschützt wird. Einige Leguminosen (z. B. *Coclidium*-Arten) mit durch Aufrollung des Randes oberseits konkaven Blättern schützen so durch eine Torsion um die Längsachse die Oberseite fast ganz vor direkter Insolation; das gleiche gilt von vielen anderen Blättern des sogenannten Rollblätter-Typus [1]. Natürlich dient dieses Verhalten der Blätter vor allem auch zur Regulierung der Transpiration, wie denn überhaupt Licht- und Transpirationsschutz meist schwer voneinander zu trennen sind [2].

Die jungen, vertikal herabhängenden Blätter von *Bauhinia Vahlii* scheinen infolge eines am Blattrande befindlichen Haarwulstes wie zu einem Sacke verwachsen zu sein; durch diese dichte Verbindung der Blatthälften kann kein Licht auf die Oberseite des Blattes gelangen; die dem Licht ausgesetzten Unterseiten aber sind mit einem als Lichtdämpfer wirkenden Haarüberzug versehen. Ein anderes Beispiel für ähnliches Verhalten ist *Amherstia*, wo die Blatthälften infolge Adhäsion aneinander haften [3].

Von Pflanzen mit muldenförmig ausgebildeten Sonnenblättern seien genannt die Euphorbiaceen *Hura crepitans* und *Jatropha Curcas;* liegt dagegen die Insertionsstelle an einem mittleren Punkte der Lamina, ist also strahlige Nervatur vorhanden, so stellen häufig die Sonnenblätter einen nach oben erweiterten Trichter dar (z. B. die Begonien). Bei Blättern mit regelmäßig fiederförmiger Nervatur ist die von zwei Seitennerven eingeschlossene Blattsubstanz bei Sonnenblättern nach oben konvex gewölbt, bei Schattenblättern straff ausgespannt (z. B. *Psidium Guava*, *Hamelia patens*, *Anacardium occidentale*) [4].

Auch junge Blätter schützen ihr Chlorophyll vor starkem Lichteinfluß durch verschiedenartige Faltung und Einrollung (z. B. *Hieracium pilosella*, *Maranta*) [5].

Von Wasserpflanzen erwähne ich nur *Salvinia auriculata* mit kahnförmigen Schwimmblättern als Schutz vor zu starker Beleuchtung [6].

Lichtschutz wird auch bisweilen dadurch erzielt, daß das Blatt in parallele Falten gelegt wird, wie dies bei einigen breitblättrigen Gramineen recht auffällig hervortritt: die Querschnittsfigur des Blattes von *Panicum sulcatum* ist an sonnigen Standorten eine steil gebrochene Linie [/\/\/\/\], im tiefen Schatten eine annähernde gerade [⌒⌒⌒]. Die Fächerpalmen entfalten ihre Fächerblätter weit geringer im direkten Sonnenlicht als im Schatten [4].

---

[1]) Hansgirg, l. c. p. 162, 163.

[2]) Schimper, A. F. W., Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas. Sitzber. d. Königl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1890 p. 1062.

[3]) Wiesner, Pflanzenphysiol. Mitt. aus B. l. c. p. 29.

[4]) Johow, l. c. p. 292—294.

[5]) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 43.

[6]) Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena (G. Fischer) 1898—1901 p. 541, vgl. daselbst auch Fig. 354.

Durch die Beugungen und Faltungen einzelner Areale der grünen Blattspreiten wird also dasselbe wie durch die Profilstellung der ganzen Blattflächen erreicht. Es sei darum zum Schluß der *Salvia*-Typus der Runzelblätter erwähnt:

Infolge der Runzelung der Blattfläche wird das direkte Sonnenlicht teils zurückgeworfen, teils gebrochen. *Salvia*-Arten schattiger oder feuchter Standorte besitzen fast glatte oder sehr schwach runzelige Schattenblätter [7]).

Ganz außerordentlich gekräuselte, runzelige Blätter weisen *Heliotropium indicum* und *Stachytarpha cayennensis* auf, zwei gemeine Unkräuter an dürren und beständig besonnten Standorten auf Dominica [8]).

Andererseits wurde von Stahl [9]) darauf aufmerksam gemacht, daß eine durch Unebenheiten bedingte matte Oberflächenbeschaffenheit für die Absorption der diffusen Strahlung sehr geeignet sein kann. Das über die Blattaderung emporgehobene Assimilationsparenchym nützt auch die schief zur Blattfläche einfallenden Strahlen aus. Bei *Begonia imperialis* z. B. drängt sich das grüne Gewebe über die Ebene der Spreite empor und ermöglicht so eine Ausnützung des seitlich einfallenden Lichtes, wie sie bei ebenflächigen Spreiten ausgeschlossen ist.

§ 10.

7. Entwickelung einer glänzenden Oberfläche.

„Das milde, durchscheinende Licht, welches unsere heimischen Bäume und Sträucher häufig so reizvoll erscheinen läßt“, gibt uns keine rechte Vorstellung von der außerordentlichen Bedeutung glänzender Blattoberflächen. In den Tropen dagegen sind die das intensive Sonnenlicht reflektierenden Blätter, die dadurch aussehen, als wären sie „aus grünlackiertem Blech“ hergestellt, sehr häufig. „Die zahllosen Glanzlichter, welche das (tropische) Laubwerk widerstrahlt, blitzen auf dem dunklen Untergrunde um so heller auf; dieser starke Konstrast hat nicht selten für das an die sanften Helligkeitsabstufungen unserer heimischen Belaubung gewöhnte Auge etwas Beleidigendes; es erschwert dem Landschaftsmaler seine Aufgabe und bringt den Photographen in Verzweiflung [1]).“

Viele ausdauernde Blätter sind daher mit einer stark glänzenden Oberhaut versehen, wie z. B. die sog. Lederblätter [2]), deren Chlorophyll dem Lichte mehrere Vegetationsperioden hindurch ausgesetzt ist. Dem Mangel

[7]) Hansgirg, l. c. p. 170, 171.

[8]) Johow, l. c. p. 292—294.

[9]) Stahl, Über bunte Laubblätter. Ein Beitrag zur Pflanzenbiol. II. 1896. Extr. des Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. XIII. 2., p. 137—216; p. 208.

[1]) Haberlandt, G., Eine botanische Tropenreise. Leipzig (Engelmann) 1893 p. 105.

[2]) Hansgirg, l. c. p. 134.

einer als Lichtreflektor wirkenden Cuticularschicht ist es vielleicht auch zuzuschreiben, daß die jungen Nadeln vieler Koniferen an sonnigen Standorten oft schwer ergrünen[3]).

Die Wirkung solcher glänzenden Culicularschichten kann noch verstärkt werden durch die meist aus einem Gemenge von Schleim und Harz bestehenden, firnisartigen Überzüge auf der Blattoberseite. Volkens[4]), der die Bedeutung der das Licht stark reflektierenden Lackierung[5]) allerdings nur in einer Einschränkung der Transpiration sieht, führt zahlreiche Beispiele von Xerophyten und Wüstenpflanzen aus den verschiedensten Familien an. Die Laubblätter besonders vieler Kompositen sind durch eine die Licht- und Wärmestrahlen reflektierende glänzende Firnisdecke vor intensiver Insolation geschützt[6]). Hingewiesen sei ferner auf den *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter[7]).

Interessant ist es, daß oft ein Schutzmittel das andere mehr oder weniger entbehrlich macht; so konnte Arcangeli[8]) beobachten, daß *Larrea divaricata* Cav. in weit schwächerem Grade eine Kompaßpflanze ist als *Larrea cuneifolia* Cav.; *Larrea divaricata* Cav. hatte nämlich lackierte Blätter.

Weitere interessante Einrichtungen, die sich auf den Lichtschutz chlorophyllführender Organe beziehen, beschreibt Hassak[9]), der die silberweiße, oft von hellem, metallischem Glanz begleitete Färbung vieler Blätter, die nicht chlorotisch sind, sondern in ihrem Assimilationsgewebe überall reichlich Chlorophyll enthalten, als Folge einer totalen Reflexion des Lichtes an ausgedehnten flachen Lufträumen nachweist, welche sich zwischen der farblosen Epidermis und den grünen Gewebeschichten parallel zur Oberfläche erstrecken.

Gleichfalls müssen erwähnt werden Untersuchungen von Lanza[10]), die sich auf fleischige Xerophyten aus der Gruppe der Aloineen beziehen. Hier werden weißlich glänzende, stark hervortretende Emergenzen (z. B. bei *Haworthia* und *Gasteria*), sowie durchscheinende, leistenartige Blattränder vieler *Aloe*-Arten als Lichtschutzeinrichtungen gedeutet. Ihre weiße Farbe und ihr Glanz reflektieren die Sonnenstrahlen, während die Luft im Innern

---

3) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 42.

4) Volkens, G., Über Pflanzen mit lackierten Blättern. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1890, Bd. VIII. p. 120—140.

5) Linsbauer, l. c. p. 86.

6) Hansgirg, l. c. p. 302, 303 ff.

7) Hansgirg, l. c. p. 174, 175.

8) Arcangeli, G., Sopra alcune piante della Republica Argentina. Bulletino della Soc. bot. italiana. Firenze 1894 p. 39, 40.

9) Hassak, C., Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter, nebst einigen Bemerkungen, betreffend die physiol. Bedeutung der Buntfärb. derselben. Bot. C. 1886, Bd. XXVIII. No. 42—52, p. 245, 340.

10) Lanza, D., La struttura delle foglie nelle Aloinee ed i suoi rapporti con la sistematica. Malpighia, Genova IV. 1890, p. 145—167, Ref. Journ. de Bot. 1890, p. LXXIII—LXXV.

der Intercellularräume die Wärmewirkung schwächt. Durch Kulturversuche hat Lanza nachgewiesen, daß diese Bildungen als Anpassungen an die intensive Insolation angesehen werden müssen.

§ 11.
8. Dichte Haarbekleidung.

Als erster hat Wiesner[1]) darauf hingewiesen, daß der auf der Oberseite junger Blätter von *Tussilago Farfara* auftretende Haarfilz als Lichtdämpfer wirkt; wird der Haarüberzug entfernt, so erblassen die Blätter im Sonnenlicht merklich, auch wenn durch einen Glassturz die Transpiration eingeschränkt wird. Nach der vollen Entwicklung der Blätter wird später die Haarbedeckung abgeworfen. Die wolligen und ähnlichen Deckhaarüberzüge[2]) der Laubblätter übernehmen häufig die Rolle von Sonnenschirmen und Lichtdämpfern, auch Transpirationsregulatoren und finden sich deshalb am häufigsten in den der Trockenheit und Sonnenglut zeitweise stark ausgesetzten Gebieten[3]).

Natürlich ist die dichte Haarbekleidung auch ganz besonders gut dazu geeignet, die in heißen Gebieten (z. B. im kontinentalen Australien) bisweilen ganz bedeutenden Temperaturschwankungen (zwischen 4° und 43° C) zu mäßigen[4]). Besonders reich an Pflanzen mit dicht behaarten Blättern ist die Flora des Mittelländischen Meeres; die grauweiße filzige Behaarung ist hier so allgemein verbreitet, daß sie dem ganzen Vegetationsbilde einen eigenartigen, fast monotonen Charakter verleiht[5]). Daß die Haarbedeckung „sicher weitaus den größten Teil des auffallenden Lichtes" reflektiert, darauf weist auch Reinke[6]) bei der Besprechung über die natürliche Farbe grüner Blätter hin.

Bei einer überaus großen Zahl von Pflanzen sind die sich entfaltenden Laubblätter bloß in der Jugend behaart resp. durch einen Lichtschirm gegen schädliche Insolation geschützt[7]). So wird auch der durch den knospenartigen Zusammenschluß dicht geschlossene Trichomschopf der jungen Farnwedel als eine Lichtschutzeinrichtung aufgefaßt[8]). Selbst Blätter, bei denen

[1]) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 42.

[2]) Vgl. Hansgirg, l. c. p. 179.

[3]) Meigen, Fr., Biologische Beobachtungen aus d. Flora Santiagos in Chile. Trockenschutzeinrichtungen. Engl. bot. Jahrb. 18. Bd. 1894 p. 410.

[4]) Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea N. F. Bd. IX. Berlin 1880—82 p. 152, 153; vgl. auch Ursprung, l. c. p. 112.

[5]) Ramme, l. c. I. p. 12.

[6]) Reinke, J., Die optischen Eigenschaften der grünen Gewebe und ihre Beziehungen zur Assimilation des Kohlenstoffs. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 1. 1883 p. 412.

[7]) Hansgirg, l. c. p. 178.

[8]) Goebeler, E., Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne. Flora oder allg. bot. Ztg. Regensburg 1886 No. 29—31. 69. Jahrg. p. 496.

kein besonderes Bedürfnis nach Schutz gegen Verdunstung vorhanden ist[9]), sind bisweilen durch dichte Behaarung vor intensiver Insolation gut geschützt, (z. B. *Salvinia oblongifolia* und *Salvinia Sprucei*)[10]). Auf die Bedeutung der haarartigen Organe bei Meeresalgen als Schutzeinrichtung gegen hohe Lichtintensität hat Berthold zuerst hingewiesen[11]); die Ausbildung der Haare ist hier vom Licht direkt abhängig[12]). Im übrigen kommen auch den Haarbildungen mehrere biologische Funktionen zu, die sämtlich anzuführen hier nicht der Ort ist[13]).

§ 12.

9. Ausbildung cuticularer Wachsschichten.

Die epidermalen Wachsbedeckungen an Vegetationsorganen können aus Körnchen (z. B. Gramineen, Liliaceen, Iridaceen), Stäbchen (z. B. *Saccharum officinarum, Musa, Strelitzia*) oder aus Krusten (*Thuja, Sempervivum*) bestehen[1]) und wirken genau wie die Haarbedeckungen auch als Lichtdämpfer oder Reflektoren[2]). In der ägyptisch-arabischen Wüste, von deren Klima Volkens sagt: „Bei dem fast wolkenlosen Himmel umflutet uns beständig eine Lichtfülle, welche das Auge blendet; alles scheint in einem Meer von Licht zu schwimmen", fanden sich dementsprechend auch an den Vegetationsorganen „fast durchgehends fahle grau-weißliche, durch Wachs- oder Haarbedeckung hervorgerufene Farbentöne[3])".

Häufig befindet sich bei bereiften, mit dünnen Wachsüberzügen versehenen Blättern die Blattspreite auch noch in der vertikalen Stellung (z. B. *Solanum glaucum, Nicotiana glauca, Lycium*-Arten, *Grabowskia boerhaviaefolia* u. a.)[4]). Bemerkenswert ist auch, daß die horizontalen Blätter von *Eucalyptus globulus* mit Wachs bedeckt, die älteren vertikal gestellten wachsfrei sind[5]). Jedenfalls dürften auch dünne Wachsschichten (z. B. *Cerinthe, Salix*-Arten etc.) und temporär auftretende papillöse Überzüge (z. B. *Chenopodium*) lichtdämpfend wirken[6]).

Wachsüberzüge in Verbindung mit anderen zum Teil bereits besprochenen Schutzeinrichtungen sind außerordentlich zahlreich und häufig beobachtet worden. Über die weitere mannigfaltige Bedeutung der Wachsüberzüge vgl. Hansgirg (*Hoya*-Typus der Wachsblätter)[7]).

---

[9]) Hansgirg, l. c. p. 81. [10]) Hansgirg, l. c. p. 74.

[11]) Berthold, G., Beiträge zur Morphol. etc. l. c. Pringsh. Jahrb. 1882 p. 675 ff.

[12]) Berthold, G., Mitt. d. zool. Stat. I. c. p. 419, 420.

[13]) Hansgirg, l. c. p. 39 ff. 179.

[1]) Ramme, l. c. II. p. 11. [2]) Reinke, l. c. p. 410.

[3]) Volkens, l. c. p. 15, 18. [4]) Hansgirg, l. c. p. 317.

[5]) Briosi, G., Intorno all' anatomia delle foglie dell' Eucalyptus globulus Lab. Atti dell' Istit. botan. dell' Univ. di Pavia, II. 2. Milano 1891 Ref. in Bot. C. XLIX. 1892 p. 317—320.

[6]) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 43.

[7]) Hansgirg, l. c. p. 175 ff.

§ 13.

10. Krystallinische, salzkrustenbildende Überzüge und Kalkablagerungen.

Salzkrustenbildende Überzüge sind auf den Blättern von Pflanzen im allgemeinen nicht häufig (*Reaumuria hirtella, Statice aphylla, Cressa cretica, Tamarix*-Arten, *Frankenia pulverulenta* u. a.)[1]. Besonders auffällig sind diese Überzüge bei *Reaumuria hirtella,* wo sie eine körnige, weißliche, aus Chlornatrium, Magnesium- und Calcium-Verbindungen bestehende Bedeckung bilden[2]. Der *Reaumuria hirtella* nahe verwandt ist *Tamarix articulata* Vahl., eine Pflanze, die nur in der Nähe der Flüsse vorkommt: „Das Gebüsch (dieser *Tamarix articulata* Vahl.) glänzt in der Sonne wie der weiße Sand“ [3].

Die Salzkruste verringert durch die weiße Farbe die Insolationswirkung; sie bildet einen schlechten Wärmeleiter[4]. Nach Volkens[5]) ist allerdings die Schutzvorrichtung in Form der Salzdecke höchst unrationell, da das Salz ungleich aufliegt und lockere Massen bildet. Die hauptsächlichste Bedeutung dürfte natürlich in der durch die hygroskopischen Salze ziemlich ansehnlichen Ansammlung atmosphärischen Wassers liegen, das, wie Volkens[6] bestätigt, von den Pflanzen tatsächlich verbraucht wird.

Eine bei Algen sehr verbreitete Lichtschutzeinrichtung ist die Ablagerung von kohlensaurem Kalk auf der Oberfläche der Thallome oder auch innerhalb der Membranen selbst[7]. Die Kalkmassen stehen in unmittelbarer Beziehung zur Beleuchtungsintensität, d. h. die Menge des abgelagerten Kalkes wächst mit der Stärke der Beleuchtung (z. B. *Corallina mediterranea, C. rubens, Acetabularia, Padina*); auch sind die im intensiven Lichte vegetierenden Exemplare rein weiß gefärbt, während im Schatten die *Corallina*-Arten wieder rot werden und *Padina* und *Acetabularia* nur äußerst wenig Kalk ablagern[8].

§ 14.

11. Anatomische Struktur der Sonnenblätter.

Die Palisadenzellen stellen die für starkes Licht, die flachen Zellen des Schwammparenchyms dagegen die für geringe Lichtintensitäten angemessene

---

[1]) Volkens, Die Flora der ägyptisch. etc. l. c. p. 30.

[2]) Volkens, l. c. p. 27, 28.

[3]) ibid. p. 320.

[4]) Marloth, R., Zur Bedeutung der salzabscheidenden Drüsen der Tamariscineen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. V. 1887 p. 322.

[5]) Volkens, G., Zu Marloths Aufsatz „Über die Bedeutung der salzabscheidenden Drüsen der Tamariscineen“. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. V. 1887 p. 436.

[6]) Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arab. etc. l. c. p. 29.

[7]) Berthold, Pringsh. Jahrb. l. c. p. 710.

[8]) ibid. Mitt. d. zool. Stat. Neapel l. c. p. 418, 419.

Zellform dar[1]. Das typische Beispiel hierfür ist *Fagus silvatica,* die Buche, deren Sonnenblätter dreimal dicker sein können als die Schattenblätter[2]. Die Schattenblätter sind jedenfalls in den meisten Fällen durchsichtiger als die zugehörigen Sonnenblätter[3], wodurch das Grundgewebe dem Lichte besser zugänglich gemacht wird[4]; die dickeren Sonnenblätter aber besitzen überdies noch die bereits erörterte, für intensives Licht vorteilhafte Einrichtung, daß durch ihre Palisadenzellen die Chlorophyllkörner dauernd in Profilstellung gebracht werden[5]. Bei vertikal stehenden Blättern tritt das Palisadenparenchym auf beiden Seiten des Blattes auf, bei horizontal stehenden nur oberseits[6]. Die Kompaßpflanze *Lactuca Scariola* bildet im Dunkeln kein Palisadenparenchym[7]. — Unter den Tropenpflanzen fand Johow[8] Sonnen- und Schattenblätter in besonders typischer und prägnanter Ausbildung; auch konnte er in einigen Fällen, z. B. bei den steil aufwärts gerichteten Blättern von *Bromelia karatas,* die Entdeckung Picks bestätigen, daß bei vertikal oder schräg gestellten Assimilationsorganen die Palisadenzellen mit der Längsachse in der Richtung des einfallenden Lichtes, also schräg gegen die Oberfläche des Organs gestellt sind[8]. Stärkere Ausbildung des Palisadengewebes und Hypoderms zeigen auch die südeuropäischen Tannenformen (z. B. *Abies Pinsapo*) als Anpassung an ihre sonnigere trockenere Heimat[9].

Auf den Unterschied der Sonnen- und Schattenblätter bei Farnen, denen im allgemeinen nur typisches Schwammparenchym zukommt, hat zuerst Petersohn[10] aufmerksam gemacht; *Platycerium alcicorne, Aspidium septentrionale*[11] und *Chrysodium vulgare* auf Trinidad zeigten an sonnigen Standorten ein deutliches Palisadengewebe entwickelt[12].

---

[1] Stahl, E., Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur u. Anordn. etc. l. c. Bot. Ztg. 1880 p. 871; vgl. auch:

Stahl, E., Über den Einfluß des sonnigen etc. l. c. p. 171.

[2] Stahl, E., Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen etc. l. c. Jenaische Ztschr. 1882 p. 167, 168, Abbild. Taf. X Fig. 1 u. 2; vgl. auch: Über den Einfl. der Lichtintensit. auf Struktur etc. l. c. Bot. Ztg. 1880 p. 872.

[3] Linsbauer, l. c. p. 67 ff.

[4] Areschoug, F. W. C., Über die physiologischen Leistungen und die Entwicklung des Grundgewebes des Blattes. Acta Universitatis Lundensis. Lunds Univ. Arsskrift. Tom. XXXIII. Lund 1897 p. 9.

[5] l. c. p. 10.

[6] Grosglick, S., Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung des Assimilationsgewebes. Bot. Zentralbl. No. 51, 1884 XX. Bd. p. 377.

[7] Stahl, Jenaische Ztschr. 1882 l. c. p. 170.

[8] Johow, l. c. p. 298.

[9] Stahl, l. c. p. 191.

[10] Petersohn, Undersökning one de inhemska ormbunkarnes bladbyggnad. Akad. Diss. Lund 1889 p. 15—18.

[11] Areschoug, F. W. C., l. c. p. 10.

[12] Johow, l. c. p. 298.

Der Dimorphismus der *Eucalyptus*blätter ist mehrfach untersucht worden[13], und auf die Sonnen- und Schattenformen der Flechten und Moose hat besonders Stahl[14]) hingewiesen. Von *Imbricaria physodes* z. B. sagt Stahl: „Die gedrungen wachsenden Thalluslappen der Sonnenform sind schmäler, ihre Oberfläche glatter und glänzender als bei den mehr ausgebreiteten, dem Substrat flach angeschmiegten Lacinien der Schattenform. An sonnigen Standorten fand ich das Laub etwa doppelt so dick als bei den Schattenexemplaren"; ebenso war das Laub von Lebermoosen, z. B. *Marchantia polymorpha*, bei der Schattenform viel dünner als bei Pflanzen, die mehr in der Sonne gewachsen waren[15]).

Unter den Algen zeigen z. B. die Thallome der Chylocladien je nach der Intensität der Beleuchtung einen verschiedenen Bau. An den frei exponierten Trieben (z. B. *Chylocladia kaliformis*) sind die großen inneren Zellen auf der Aussenseite fast vollständig von kleineren Tochterzellen bedeckt, während bei den inneren Trieben diese Tochterzellen nur in geringerer Zahl ausgebildet sind; der größte Teil der inneren Zellen ist vielmehr direkt dem Lichte ausgesetzt[16]). Stärker beleuchtete Teile und die Oberseite kriechender Achsen sind dicker und zeigen ihre pheripherischen Zellen mehr in Profilstellung und gegen die Oberfläche verlängert; die Unterseiten resp. schwächer beleuchtete Teile besitzen parallel der Oberfläche vergrößerte Zellen[17]).

Wie andere zum Teil bereits besprochene Schutzeinrichtungen sind auch die Palisadenzellen der Sonnenblätter nicht nur als eine Anpassung an die Beleuchtung gedeutet worden, sondern auch als ein Mittel, die Transpiration herabzusetzen[18]), resp. als ein Ausgleich gegen die Folgen starker Transpiration, da die langgestreckte Gestalt der Palisadenzellen für rasche Wasserversorgung sehr geeignet ist[19]). Ganz abgesehen von der Beleuchtung fand Schimper[20]) eine starke Entwicklung des Palisadenparenchyms bei er-

---

13) Magnus, P., Über Eucalyptus globulus. XXIX. Sitz. v. 17. XII. 1875. Verh. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg. 18. Jahrg. Berlin 1876, Sitzber. p. 20 ff.

Leclerc du Sablon, Sur la symétrie foliaire chez les Eucalyptus et quelques autres plantes. Revue générale de Bot. 2. 1890 p. 337—340.

Briosi, G., Ricerche intorno all' anatomia delle foglie dell' Eucalyptus globulus Lab. Milano 1891. Ref. Bot. C. XLIX. Bd. 1892. 13. Jahrg. p. 317—320 u. a.

14) Stahl, E., Jenaische Zeitschr. 16. Bd. 1882 l. c. p. 186.

15) ibid. p. 172—173.

16) Berthold, Pringsh. Jahrb. l. c. p. 690.

17) ibid. Mitt. d. zool. Stat. l. c. p. 418.

18) Areschoug, l. c. p. 14—18; vgl. auch: Areschoug, Der Einfluß des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen. Engl. bot. Jahrb. II. 1882 p. 520.

19) Schimper, A. F. W., Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration bes. in der Flora Javas. Sitzber. d. königl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Jahrg. 1890. XXXIX. XL. p. 1048.

20) Schimper, l. c. p. 1060, 1061.

schwerter Wasserversorgung als Regel bei Blättern vieler, im Schatten wachsender, immergrüner Gewächse (z. B. *Vaccinium Vitis idaea*)[21]).

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß Heinricher[22]) und Volkens[23]), der unter den Pflanzen der ägyptisch-arabischen Wüste „fast ausnahmslos" den isolateralen Blattbau fand, die Ansicht vertreten, daß die Palisadenzellen resp. isolateraler Blattbau und Vertikalstellung ein Mittel sind, „die Energie des Sonnenlichtes zum Zwecke der Assimilation in bestmöglichster Weise auszunützen", obgleich Volkens selbst an anderer Stelle wieder behauptet, daß „die Lichtstärke in der Wüste enorm groß" sei[24]).

§ 15.

12. Farbstoff.

Ich kann es hier nicht unternehmen, mich in eine Diskussion der außerordentlich umfangreichen Litteratur über Vorkommen, Entstehung und die Ansichten über die Bedeutung des roten Farbstoffes als Lichtschutz einzulassen. Ich verweise deshalb auf die Besprechung, die Ursprung[1]) dem roten Farbstoff widmet und auf die daselbst angeführte einschlägige Literatur.

Im großen und ganzen herrschen zwei extreme Ansichten über die Bedeutung des roten Farbstoffes: einmal wird er (von Ewart, Hassak, Keeble, Kerner, Pick u. a.) als ein Schutzmittel gegen die schädliche Wirkung des Lichtes angesehen; nach den Untersuchungen anderer Forscher (Stahl, Kny u. a.) dagegen gilt er als ein strahlenabsorbierendes Mittel, das, gerade im Gegensatz zu der ersten Ansicht, eine stärkere Erwärmung der den roten Farbstoff führenden Pflanzenorgane herbeiführen soll. Trotz dieser diametral gegenüberstehenden Meinungen ist eine Vertändigung jedoch möglich, wenn man nicht, wie bisher, die an bestimmten Untersuchungsobjekten gewonnenen Resultate verallgemeinern, sondern auf die Spezialfälle beschränken wollte. Dazu rät auch folgende Überlegung: „Ein rein rotes Blatt läßt nur die roten Strahlen, ein rein grünes Blatt nur die grünen Strahlen durch. Da die roten Strahlen mehr Wärme führen als die grünen, so wird auch unter sonst gleichen Bedingungen das rote Blatt weniger stark erwärmt als das grüne. In der Natur finden sich nun weder rein rote noch rein grüne Blätter. Führt also ein rotes Blatt außer dem bei einem grünen Blatt vorhandenen Chlorophyllgehalt noch viel roten Farbstoff, so steigt die Absorption der Strahlen um den Betrag, den das Erythrophyll verschluckt, und das rote Blatt wird stärker erwärmt. Es kommt daher bloß auf das Mengenverhältnis der beiden Farbstoffe an, so daß das rote Blatt sowohl eine höhere als auch geringere Temperatur aufweisen kann"[2]).

---

[21]) Stahl, E., Jenaische Ztschr. 1882 l. c. p. 169.

[22]) Heinricher, Über isolateralen Blattbau. Pringsh. Jahrb. Bd. XV.; vgl. Volkens, Die Flora der etc. l. c. p. 68.

[23]) Volkens, Die Flora des etc. l. c. p. 68, 69. [24]) ibid. p. 15.

[1]) Ursprung, l. c. p. 79—83, 104.

[2]) Ursprung, l. c. p. 81, 82, 112.

§ 16.

13. Panachierte Blätter.

Die an panachierten Blättern auftretende Hellfleckigkeit der von den Gärtnern als „formae foliis variegatis“ bezeichneten Varietäten, die manchmal durch, gewöhnlich zwischen Epidermis und oberste Parenchymlage eingeschobene, Lufträume entsteht[1]), ist bezüglich ihres Verhaltens zu den Lichtstrahlen mehrfach untersucht worden. Nach Stahl[2]) reflektieren die als Isolatoren wirkenden Luftschichten das Licht und erschweren sowohl das Eindringen der Sonnenstrahlen ins Blattinnere als das Austreten der Wärme aus dem Blatt; bei den Wüstenpflanzen sei besonders das erschwerte Eindringen der Sonnenstrahlen in das Innere des Blattes von Wichtigkeit. Die Bezeichnung der Luftschichten als Isolatoren kritisiert jedoch Ursprung[3]), da die Luft zwar für Wärmeleitung, nicht aber für Wärmestrahlen ein Isolator sei; eine Luftschicht verhindere die Erwärmung der darunter liegenden Teile nicht, ja, die Erwärmung sei sogar stärker, als wenn anstelle der Luft Blattzellen vorhanden wären. Die geringere Erwärmung der hellen Stellen sei wahrscheinlich auf ihre größere Diathermansie oder auf Totalreflektion zurückzuführen. Durch Versuche von Mayer[4]), Linsbauer[5]), Ursprung[6]), Brown und Escombe[7]) ist denn auch gezeigt worden, daß tatsächlich die hellen Stellen jedesmal mehr Energie hindurchließen als die entsprechenden grünen. Daß die Panachierung, soweit sie nicht krankhaft ist, als Lichtschutz aufgefaßt werden kann, darf durch obige Versuche natürlich nicht als widerlegt gelten, doch ist auch der positive Beweis in dieser Beziehung noch zu führen.

§ 17.

14. Zellinhaltsbestandteile.

Verschiedene Algen schützen sich durch besondere Vorrichtungen im Protoplasma der einzelnen Zellen gegen übermäßige Lichtwirkungen[1]). Den interessantesten und von allen am vollkommensten ausgebildeten derartigen Apparat besitzen viele Cystosiren und mehrere Algen der Gattung *Chylocladia*. Diese Algen glänzen im lebenden Zustand in den brillantesten Farben: prachtvoll blau, silberweiß, rötlichweiß, während *Chylocladia mediterranea*

---

[1]) Hassak, Carl, Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter, nebst einigen Bemerkungen, betreffend die physiologische Bedeutung der Buntfärbung derselben. Bot. Zentralbl. Bd. XXVIII. 1886 p. 13.

[2]) Stahl, Über bunte Laubblätter, l. c. p. 189—199, 209.

[3]) Ursprung, l. c. p. 84, 112.

[4]) Mayer, The radiation and absorption of heat by leaves. American Journal. 3. Series 45, 1893 p. 67.

[5]) Linsbauer, l. c. p. 71—79.

[6]) Ursprung, l. c. p. 62, 67, 112.

[7]) Brown and Escombe, l. c. p. 96.

[1]) Berthold, Beiträge zur Morphol. etc. Pringsh. Jahrb. l. c. p. 685 ff.

J. Ag. das Licht in allen Regenbogenfarben zurückwirft. Es sind besondere Ablagerungen innerhalb der Zellen selber, oft von kompliziertem Bau, denen die Fähigkeit zukommt, das Licht zurückzuwerfen und die in der Mehrzahl der Fälle nur an denjenigen Teilen der Thallome zur Ausbildung gelangen, die intensiverer Beleuchtung ausgesetzt sind[2]. Im Schatten des Zimmers verschwindet das Irisieren schon nach zwei bis drei Tagen. — Versuche mit farbigen Glasplatten ergaben mit voller Sicherheit, daß nur Licht von solcher Färbung zurückgeworfen wird, das auch in dem auffallenden Lichte vorhanden war, daß also auf keinen Fall Fluorescenzerscheinungen vorliegen. Vor allem sind es die stärker brechbaren blauen und grünen Strahlen, denen der Eintritt in die Zelle verwehrt wird. In vielen Fällen, so meint Berthold, könne auch die Möglichkeit vorhanden sein, nicht allein die Intensität des Lichtes herabzusetzen, sondern auch die im wesentlichen senkrecht zur Oberfläche eindringenden Strahlen innerhalb der Pflanze nach verschiedenen Richtungen abzulenken und so eine möglichst allseitige Durchleuchtung der Pflanze hervorzubringen[2]. — Ein durch intensive Beleuchtung verursachtes Zusammenballen der Zellinhaltsstoffe wurde von de Bary[3] bei *Acetabularia* und vielen anderen Algen[4] beobachtet und soll auch bei höheren Pflanzen vorkommen[5].

Die von Penzig[6] beschriebenen Kalkoxalatkrystalle unter der Blattepidermis der *Citrus*-Arten etc. dienen nur der Zerstreuung und Verteilung des Lichtes in dem dichten Mesophyll, haben aber nichts mit Lichtschutz zu tun. Die Bildung des Kalkoxalats ist allerdings in hohem Maße von der Beleuchtung abhängig; so enthielten die Sonnenblätter von *Aesculus, Acer, Alnus, Sambucus, Stellaria, Ulmus* zahlreichere und größere Kalkoxalatkrystalle als die Schattenblätter[7].

§ 18.

15. Einige andere angebliche Lichtschutzeinrichtungen.

Der Vollständigkeit wegen möchte ich an dieser Stelle noch auf einige Einrichtungen im Pflanzenreich hinweisen, die auch als Lichtschutz gedeutet worden sind, jedoch praktisch so wenig wirksam sein dürften, daß sie, wenn in diesem Sinne funktionierend, jedenfalls nur sehr geringe Bedeutung haben; ich meine die Sekretion leicht flüchtiger ätherischer Öle und die Nervatur der Blätter.

---

[2] Berthold, Über die Verteilung der Algen etc. Mitt. d. zool. Stat. l. c. p. 419.

[3] de Bary, Bot. Ztg. 1877 p. 713.

[4] Berthold, Beiträge etc. Pringsh. Jahrb. l. c. p. 710.

[5] Stahl, E., Über den Einfluß von Richtung etc. Bot. Ztg. 1880 l. c. p. 342.

[6] Penzig, O., Sull' esistenza di apparecchi illuminatori nell' intorno di alcune piante. Atti di Soc. d. Naturalisti. Modena 1883, ser. III. vol. 1. Ref. J. bot. J. XI. a Ref. 75 p. 158.

[7] Schimper, A. F. W., Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Ztg. Leipzig 1888. 46. Jahrg. No. 5—10 p. 84.

Eine gute Übersicht der Litteratur über Vorkommen und Bedeutung der ätherischen Öle bei Pflanzen, über die Ansichten bezüglich der Schutzwirkungen dieser ätherischen Öle u. a. m. findet sich in der Arbeit Dettos[1]) „Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten". Detto kommt zu dem Resultat, daß die in den Außendrüsen der Pflanzenorgane in leicht verdampfbarer Form sich findenden ätherischen Öle jedenfalls wertvolle und wirksame Schutzmittel sind, aber nicht einen Schutz gegen zu starke Transpiration bilden, wie er durch Versuche nachzuweisen sucht, — sondern lediglich eine Schutzwehr gegen Tiere darstellen, besonders gegen Schnecken und Weichtiere xerophiler Formationen.

Die Nervatur der Blätter, die für den Transport der Kohlehydrate und als mechanische Einrichtung von Bedeutung ist, soll nach Johow[2]) durch ihre Anordnung „auch eine vorteilhaft wirkende Abschwächung der Lichtstrahlen" bewirken. Nähere Angaben macht Johow über diese abschwächende Wirkung nicht; da aber auch die in Frage kommenden vorspringenden Rippen und Leisten sich immer nur auf der Blattunterseite befinden, so dürfte ihre sekundäre Bedeutung als Lichtschutz am besten ganz ausgeschaltet werden.

Eine Lichtschutzeinrichtung verdient hingegen noch hervorgehoben zu werden, die unter Umständen recht wirksam und vielleicht den von mir unter No. 8, 9, 10 (Haar-, Wachs- und krystallinische Salz-Überzüge) angeführten Lichtschutzeinrichtungen an die Seite gestellt werden kann: es ist der Staub, der, wie Meigen[3]) in Chile beobachten konnte, „im Sommer in ungeheuren Massen die Luft erfüllt und in der Ebene und auf den Hügeln alles mit einer dicken grauen Schicht überzieht." Die Bedeutung dieses Staubes sieht Meigen darin, daß er einmal die Blattfläche abschließt, ihr eine hellere Farbe verleiht und schließlich das ganze Blatt infolge der Belastung oft steil nach abwärts drückt.

Experimenteller Teil.

§ 19.

Ich habe versucht, im Vorhergehenden eine möglichst vollständige Übersicht über die bisher bekannt gewordenen Einrichtungen zu geben, die auf den Lichtschutz bezogen worden sind. Nur ganz wenige der Anpassungen dürften als reine Lichtschutzeinrichtungen gedeutet werden können: vor allem gehört hierzu die Bewegungsfähigkeit der Chlorophyllkörner[1]), die Ausbildung reflektierender Zellinhaltsbestandteile bei den Florideen[2]),

---

[1]) Detto, Carl, Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora oder allg. bot. Ztg. 92. Bd. Jahrg. 1903 p. 147—199.

[2]) Johow, l. c. p. 301, 302. [3]) Meigen, l. c. p. 429.

[1]) l. c. § 4. [2]) l. c. § 17.

sowie die ausgesprochene Meridianstellung der Blätter bei den Kompaßpflanzen[3]. Im übrigen handelt es sich überall um kombinierte Schutzeinrichtungen[4], also um Einrichtungen, die, abgesehen vom Lichtschutz, auch anderen Zwecken, besonders dem Verdunstungsschutz dienen[5].

Die ganze Frage des Lichtschutzes ist experimentell noch außerordentlich wenig geklärt, besonders was die quantitativen Verhältnisse betrifft. Wenn Ursprung[6] darauf hinweist, daß wir, was unsere Kenntnis über die thermische Bedeutung der Haarüberzüge betrifft, kaum mehr wissen, als was uns das Tragen von Kleidern, Hüten und die Verwendung der Sonnenschirme gelehrt hat, so ist dies vollständig richtig. Die Beobachtung der Tatsache, daß dem Licht stark exponierte Pflanzen vielfach sich durch wesentlich dichtere Haarbekleidung gegenüber Schattenexemplaren der gleichen Arten unterscheiden, weist zwar auf Lichtschutzwirkung der Haarbekleidung hin, gibt aber doch keinerlei Vorstellung von der Größe der Wirkung dieser Einrichtung.

Nur wenige experimentelle Untersuchungen über diese Verhältnisse liegen vor, die von Linsbauer[7] stammen: bei ihm finden wir die einzigen Zahlenangaben, daß nämlich bei *Cydonia* die jungen Blätter ca. 1,3% des auffallenden Lichtes durch den Haarüberzug zerstreuten[8]; ferner sollen nach demselben Verfasser durch den Reifüberzug an den Blättern von *Primula Auricula* 0,9% der aufgestrahlten Lichtintensität zerstreut werden[9].

Linsbauers[10] Angaben über *Populus alba, Verbascum* und *Tussilago,* es werde von den älteren Blättern mehr Licht durchgelassen als von den jüngeren, sind nicht mehr exakt und mit seinen oben angegebenen Zahlen vergleichbar, weil die Durchleuchtungsfähigkeit des ausgebildeten, mit reichlichem Zellsaft versehenen Blattgewebes offenbar an sich schon größer ist als diejenige des in mehr embryonalen Zustande befindlichen jungen Blattes. Es ist zwar bezüglich dieser Pflanzen der Schluß, daß in erster Linie die Wirkung der bald verschwindenden Haarbekleidung in Frage kommt, nicht unwahrscheinlich, allein keineswegs durch Linsbauer sichergestellt; hat er doch auch gezeigt, daß die nichtbehaarten Nebenblätter von *Liriodendron tulipifera* das gleiche Verhalten zeigen[11].

Andere experimentelle Untersuchungen, als deren Typus diejenigen von Lanza[12] über die fleischigen Xerophyten aus der Gruppe der Aloineen zu nennen sind, haben sich auf Kulturversuche beschränkt, durch welche nachgewiesen wurde, daß die oben bereits geschilderten Ausbildungen an diesen Pflanzen[13] tatsächlich als Anpassung an die intensive Insolation an den

---

[3]) l. c. § 7. [4]) Vgl. Hansgirg, l. c. p. 39 ff.
[5]) Vgl. Hansgirg, l. c. p. 178, 179 und Schimper, l. c. § 9.
[6]) Ursprung, l. c. p. 112.
[7]) Linsbauer, l. c. p. 79—89.
[8]) Linsbauer, l. c. p. 81, 82, 89. [9]) ibid. p. 82, 143.
[10]) ibid. p. 84. [11]) ibid. p. 85.
[12]) l. c. § 10. [13]) ibid.

natürlichen Standorten der Pflanzen angesehen werden müssen. Die wichtige Frage nach der quantitativen Wirkung der Einrichtungen, welche auf physikalisch experimentellem Wege zu lösen ist, wird dagegen garnicht gestellt.

Im folgenden werden deshalb zum ersten Mal umfassendere quantitative Untersuchungen über die Wirkung der an den Oberseiten phanerogamer Blätter stattfindenden Reflexions- und Zerstreuungsverhältnisse unter Berücksichtigung der Lichtschutzeinrichtungen gegeben.

§ 20.

Methode der Untersuchung.

Für meine Untersuchungen bediente ich mich der thermoelektrischen Meßmethode mit Hilfe eines nadelförmigen Thermoelements und eines Galvanometers nach Deprez d'Arsonval. Die Ablesung geschah objektiv mittels des vom Galvanometerspiegel entworfenen Bildes eines Lichtspaltes. Die auf der elastischen Nachwirkung[1]) beruhenden Fehlerquellen waren derart gering, daß sie nicht berücksichtigt zu werden brauchten. Zur Belichtung der Pflanze benützte ich, wie dies auch Müller (Thurgau)[2]) bei seinen Versuchen über Heliotropismus getan hat, eine sehr konstant brennende Petroleumlampe mit starkem Reflektor. Nach jedem Versuche wurde ein dicker, nach der Lichtquelle zu mit Stanniol bedeckter Schirm zwischen diese und das Thermoelement geschoben und eine Zeitlang gewartet, bis das Lichtbild wieder zurückgegangen war; dann wurde durch plötzliches Hinwegziehen des Schirmes das Objekt von neuem den Lichtstrahlen ausgesetzt.

Ich bestimmte experimentell die Differenzen der Ausschläge, die bei den hier in Betracht kommenden Objekten auftreten, wenn die als Schutzbedeckung angesehene Bekleidung vorhanden war und wenn sie fehlte. Meine Versuche waren dabei derart angeordnet, daß ich die zu untersuchenden Objekte in möglichst gleichmäßiger Weise und in engster Berührung mit der Thermonadel den Strahlen der Lichtquelle aussetzte. Bei den meisten Versuchen betrug der Einfallswinkel 45°; nur bei den rinnenförmig gestalteten Bromeliaceenblättern ließ ich die Strahlen parallel der Symmetrieebene einfallen. Ich bin mir dabei wohl bewußt, daß unter anderen Einfallswinkeln die im folgenden erörterten Verhältnisse sich ändern können.

Für die zunächst untersuchten schuppenbedeckten Bromeliaceenblätter konnten stets die gleichen Objekte verwendet werden. Dabei wurden die Blattstücke fest an die Nadel gespießt und nun zunächst mit Schuppen, nachher nach Entfernung des Schuppenkleides untersucht. Ein gleiches

---

[1]) Kohlrausch, Lehrbuch der praktischen Physik. Leipzig-Berlin 1901 p. 364.

[2]) Müller, H. (Thurgau), Über Heliotropismus. Flora oder allg. bot. Ztg. Regensburg 1876. LIX. Jahrg. No. 5, 6 p. 91.

Verfahren wurde auch bei den derberen Blättern der von mir zur Untersuchung des Wachsbelages benützten Succulenten angewendet.

Bei anderen Objekten, besonders denen, auf welche sich die Untersuchung der Wirkung spiegelnder Oberflächen bezog, wäre dies Verfahren nicht angängig gewesen. Zwar bestehen keine wesentlich technischen Schwierigkeiten, derbe Blätter, z. B. diejenigen vieler *Ficus*-Arten, in gleicher Weise wie die oben erwähnten Objekte an die Nadel zu spießen; allein hier war es, wie sich im Verlauf der Untersuchung ergab, nicht möglich, die Oberfläche durch Entfernung der wirksamen Bekleidung in Untersuchung zu ziehen. Hier mußte spiegelnde Oberfläche mit matter Unterseite verglichen werden, ein Vergleich, der bloß dann von Wert sein konnte, wenn die einfallenden Strahlen unter allen Umständen gleiche Dicken zu durchlaufen hatten.

Dies ist nicht der Fall, wenn die Thermonadel ins Mesophyll eines derartigen Blattes eingestochen wird. Zwar würde eine solche Versuchsanordnung, bei welcher durch leicht zu bewirkende Drehung des ganzen Objektes sukzessive die beiden Seiten der Lichtquelle ausgesetzt werden können, den Vorteil bieten, dasselbe Objekt zu den korrespondierenden Untersuchungen heranziehen zu können, allein die Resultate eines derartigen Vergleichs könnten möglicherweise doch nicht einwandfrei sein.

Zunächst ist es technisch außerordentlich schwer und niemals mit voller Sicherheit zu erreichen, eine Thermonadel genau gleichweit entfernt von beiden Oberflächen ins Mesophyll eines derartigen Blattes zu versenken. Die Empfindlichkeit der thermoelektrischen Messung ist so groß, daß selbst ganz geringe Dicken- und Qualitätsdifferenzen der von den Strahlen durchsetzten Gewebe bedeutende Unterschiede ergeben können. Besonders aber ist durch vielfache Untersuchungen bekannt[3]), daß sich die Gewebe des Mesophylls den einfallenden Strahlen gegenüber sehr verschieden verhalten. Bei der zunächst von mir versuchten, dann aber bald verworfenen hier dargelegten Versuchsanordnung sind ungleichartige Partien des Blattes, nämlich einmal Palisadenparenchym, das andere Mal Schwammparenchym der Lichtquelle zugewendet und alterieren die Resultate.

Zu zuverlässigen und in genügender Weise übereinstimmenden Resultaten bin ich bei solchen Blättern erst gelangt, als ich aus korrespondierenden Blattteilen geschnittene Untersuchungsobjekte verwandte, die in der Weise zubereitet waren, daß je zwei Blattstücke fest aufeinander genäht wurden und zwar das eine Mal die Oberseiten, das andere Mal die Unterseiten nach außen. In diesem Fall wird unter allen Umständen die Durchlässigkeit des gesamten Blattes für die einfallenden Strahlen untersucht und die Differenzen, die sich, wenn die äußeren Umstände gleich sind, bei diesen Untersuchungen ergaben, können nur auf den physikalischen Verhältnissen der größeren oder geringeren Durchlässigkeit der Oberflächen beruhen.

---

[3]) Vgl. Pfeffer, l. c. I. p. 329.

Die hier angegebene Methode der Zubereitung der Objekte für die Untersuchung konnte überall leicht Verwendung finden, wo derbe und beiderseits ebene Blätter vorlagen. Es wurde dann die Nadel zwischen je zwei Stiche des ringsum geführten zusammenhaltenden Fadens eingebohrt und der federnde Widerstand, den die Objekte dem Einschieben der Nadel boten, war in jedem Fall ein genügender Beweis dafür, daß die Nadel wirklich dem Blatt anlag.

In dieser Beziehung muß bei der Untersuchung die größte Vorsicht obwalten, denn es hat sich bei meinen Versuchen anfangs mehrfach ergeben, daß bedeutende Abweichungen entstanden, die, wie die spätere Erkenntnis lehrte, dadurch zu erklären waren, daß ein, wenn auch sehr geringer Abstand zwischen der Thermonadel und dem zu untersuchenden Blattstücke sich befand, in diesem Fall also nicht die Erwärmung des Blattes direkt gemessen wurde.

Ich bin deshalb bald dazu übergegangen, die Blattstücke nicht mehr zusammenzunähen, sondern sie auf eine größere Schicht von Modellierwachs aufzukleben. Wurde nun die Nadel hinter die Blattstücke geschoben und das Modellierwachs darauf fest angedrückt, so bestand die Sicherheit eines völligen Kontaktes von Nadel und Blattfläche. Um zu verhindern, daß sich die Thermonadel etwa in das Modellierwachs hineindrückte resp. geringe Spuren von Wachs zwischen Nadel und Blatt gelangten, wurde genau hinter der Thermonadel auf dem Modellierwachs ein ganz kleines Stück Pergamentpapier angebracht; dadurch haftete die Nadel nicht im geringsten an dem Modellierwachs und konnte dabei doch in geeigneter Weise umschlossen und an das Blatt angedrückt werden. Wenn trotzdem die Versuchsbedingungen recht kompliziert sind, so kann man doch hoffen, vergleichbare Resultate zu erhalten, und ich kann sagen, daß derartig zubereitete Objekte mir die übereinstimmendsten und sichersten Resultate im Verlaufe meiner Untersuchungen gegeben haben.

Durch diese Anordnung der Versuche vermied ich eine Fehlerquelle, auf die Ursprung[4]) bereits hingewiesen hat, indem er darauf aufmerksam macht, daß die Methode der thermoelektrischen Messung um so brauchbarere Resultate liefere, je kleiner der Abstand zwischen Blatt und Thermoelement sei. Bei Ursprung finden wir stets noch Distanzen von 9 und 90 mm, während er selbst bloß diejenigen Werte für richtig hält, die für unendlich kleine Distanzen erhalten werden. Es kann dementsprechend nicht verwundern, daß Ursprung[5]) für das Blatt von *Glaucium luteum* Scop., das er mit und ohne Wachsbedeckung untersuchte, keine Differenz finden konnte, während ich bei direkter und inniger Berührung der Thermonadel mit dem Blatte bei sehr ähnlichen Objekten stets mehr oder weniger große Differenzen fand. Ich glaube, daß dies durch die verschiedene Versuchsanordnung seine Erklärung findet.

---

[4]) Ursprung, l. c. p. 65. [5]) ibid. p. 62.

Obgleich die Konstanz meiner Lampe recht befriedigend war, wurden doch die Versuche derart angeordnet, daß sie in regelmäßigem Wechsel sich jeweils auf Oberseite und Unterseite, resp. bedecktes und unbedecktes Blatt bezogen, und nur dann wurden die Ergebnisse der Beobachtungen zu Schlußfolgerungen verwendet, wenn die Paare einer Untersuchungsreihe jeweils genügende Übereinstimmung aufwiesen.

Dabei kam es mir nicht darauf an, absolute Messungen der eingestrahlten Wärme zu machen. Es ist dies ein Faktor, der auch im Leben der Pflanze nicht nur nach den Jahreszeiten, sondern auch im Verlauf desselben Tages mit dem verschiedenen Stand der Sonne ganz außerordentlich variiert und für welchen höchstens Maximum und Minimum resp. Durchschnittswerte gegeben werden können.

Die Messungen der Lichtintensität mittels der bisher angewendeten photometrischen Methoden[6]) haben, wie Linsbauer selbst angibt, erst nach langjähriger Praxis und Übung einen Anspruch darauf, daß durch die Beobachtungen des Experimentators keine größeren Fehler zu verzeichnen sind. Es wäre also jedenfalls von der größten Bedeutung, nach anderen Methoden zu suchen, um so leichter eine immer größere Genauigkeit der Resultate zu erzielen.

Bei meinen Versuchen wurde darauf geachtet, daß auf die in der Nähe der Schnittränder gelegenen Teile des Blattes keine Strahlen fielen. Dies war deswegen notwendig, weil es sich zeigte, daß an den frischen Schnitträndern bei eintretender Erwärmung, infolge des einfallenden Lichtes, stärkere Verdunstung eintrat, als für die Exaktheit der Resultate wünschenswert war. Hier mußte also eine Fehlerquelle vermieden werden, die durch die Empfindlichkeit der Meßinstrumente verursacht wird; sie konnte dadurch eingeschränkt werden, daß mit Hilfe von engen Blenden nur Partien des Blattes dem Licht ausgesetzt wurden, die von den Schnittflächen genügend weit entfernt waren.

Aber auch unter diesen Verhältnissen zeigt es sich, daß die Verdunstungsgröße, die mit zunehmender Erwärmung rasch wuchs und die ihre Ursache nicht nur in der an den Schnittflächen, sondern auch in der aus den Spaltöffnungen heraus stattfindenden Verdunstung findet, die Resultate zu beeinflussen imstande ist. Diese Fehlerquelle meiner Versuche habe ich nicht völlig vermeiden können. Sie war auch dadurch nicht auszuschalten, daß ich die Untersuchungen im dampfgesättigten Raum vornahm. Schon Sachs[7]) macht darauf aufmerksam, wie schwer es sei, einen konstant mit Wasserdampf gesättigten Raum zu erhalten; es sei für die Pflanze immer noch

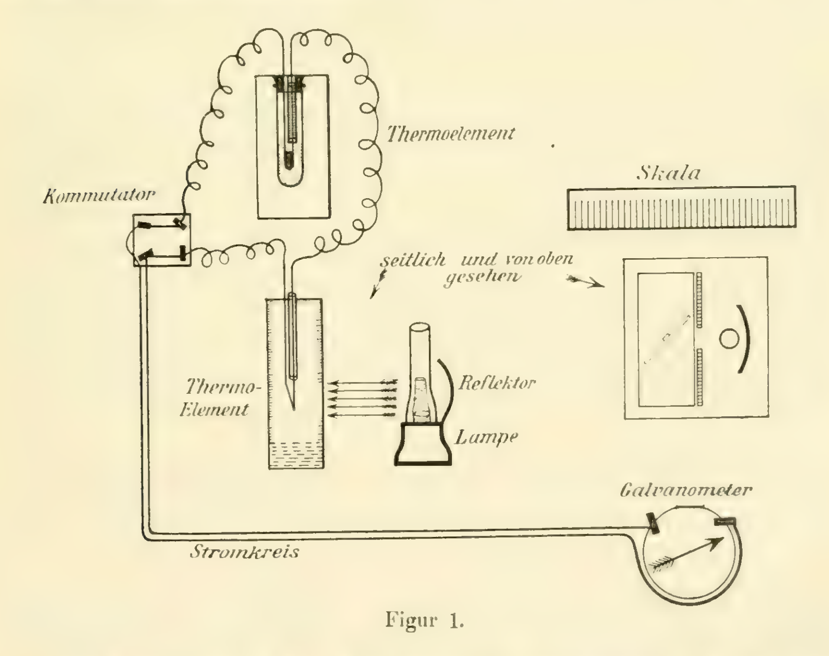
---

[6]) Wiesner, J., Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiolog. Gebiete. I. Abhandl. Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien; Math.-nat. Cl. Bd. CII. Abt. I. 1893 p. 298 ff.

Linsbauer, l. c. p. 57—62 u. a.

[7]) Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882 p. 271.

Gelegenheit zu transpirieren, „da eine Dampfsättigung äußerst schwer zu erzielen ist". Da nämlich die Temperatur eines Blattstückes höher als die seiner Umgebung wird, so verdunstet aus ihm beständig Wasser, auch in mit Wasserdampf gesättigter Luft[8]). Knop[9]) und andere haben zwar gefunden, daß an wassergetränktem Fließpapier, mit welchem die Kammer, bis auf das der Beleuchtung dienende Fenster ausgekleidet war, die Verdunstung sehr viel rascher vor sich geht, als dies bei Blättern der Fall ist; der wechselnden Belichtung und Verdunkelung halber war es jedoch erforderlich, daß begrenzte Strahlenbündel auch bei den Versuchen in der feuchten Kammer verwendet wurden. Das Objekt erhielt daher stets eine höhere Erwärmung als der übrige Raum in der feuchten Kammer, ein Umstand, der höhere Verdunstung und somit eine Verminderung des Ausschlags am Galvanometer ergab.



Figur 1.

Diese Fehlerquelle kann aber wesentlich eingeschränkt, ja fast ganz ausgeschaltet werden, wenn man sich stets nur auf ganz kurze Beobachtungszeiten beschränkt. Der durch die Verdunstung am Blatt entstehende Fehler muß um so größer werden, je größer die Temperaturdifferenz zwischen dem lichtgetroffenen Objekt und der nicht erwärmten Umgebung ist. Je kürzer die Zeit der Belichtung und somit der Erwärmung des Objektes ist, um so geringer wird dieser Fehler sein.

[8]) Detlefsen, Arb. des bot. Instit. Würzburg 1888 p. 549.
[9]) Vgl. Knop, Versuchsstat., 1864 Bd. 6 p. 250.
Baranetzky, Bot. Ztg. 1872 p. 62 Anm.

Ich bin in dieser Beziehung in völliger Übereinstimmung mit Ursprung[10]), der gleichfalls gefunden hat, daß Versuche über die Durchstrahlung der Blätter auf ganz kurze Zeit beschränkt bleiben müssen; die von ihm als Regel angenommenen 18 Sekunden habe ich allerdings stets weit überschritten und konnte dies, weil meine Lampe weit weniger Strahlen aussandte als die von Ursprung verwendete Wärmequelle.

Bei meinen Untersuchungen habe ich gefunden, daß bei 10 bis 15 Minuten dauernder Beleuchtung die Differenz zwischen geschützter und ungeschützter Seite der Blätter resp. mit Schutzdecken versehenen und derselben beraubten Blätter zwar dauernd vorhanden ist, aber mit der Länge an Beobachtungszeit allmählich immer kleiner wird. Dies Verhalten kann nur durch die bezeichnete Fehlerquelle der Untersuchungsanordnung bedingt sein. Im folgenden werde ich deshalb nur Beobachtungen bis zu fünf Minuten Dauer hier wiedergeben, weil sie allein nach den Vorversuchen zutreffende Resultate ergeben haben.

Das Benetzen der Blätter wurde mit einem feinen Haarpinsel ausgeführt, wobei darauf zu achten war, daß die Blätter nicht übermäßig naß, sondern nur mit einem gleichmäßig dünnen, aber kontinuierlichen Wasserhäutchen überdeckt wurden. Diese Manipulation wurde nach jedem einzelnen Versuch zur größeren Sicherheit wiederholt. — Daß das Fortnehmen des Haarüberzuges sowie des Wachsbelages sich stets auf das ganze Blattstück und nicht nur auf den über der Thermonadel liegenden Teil bezieht, sei besonders erwähnt. Bei allen Versuchen wurde genau darauf geachtet, daß die Thermonadel immer mit einem dünnen Firnisüberzug bedeckt war, was besonders wichtig ist beim Einbohren der Nadel in die Blätter, da sonst hierbei Ströme entstehen, die das Resultat beeinflussen können.

Die Grösse der Lichtzerstreuung an mit Trichomen bedeckten Blattgebilden.

§ 21.

Daß eine starke Lichtzerstreuung an sehr vielen mit Haargebilden überdeckten Pflanzenteilen vorhanden ist, geht, wie bereits oben bemerkt, aus der weißen Farbe derartiger Objekte hervor.

Die Trichombekleidung wird, und dies geschieht wohl mit Recht, in erster Linie als Anpassung zur Verminderung der Verdunstungsgröße betrachtet. Die oben erwähnten Versuche Linsbauers über den durch Trichombedeckung gewährten Lichtschutz erweitere ich im folgenden.

Einer experimentellen Untersuchung habe ich zwei sehr verschiedene Pflanzengruppen mit dichter Haarbekleidung unterworfen und bin zu dem Resultat gekommen, daß die Menge der an Haarbekleidungen zerstreuten Strahlen recht bedeutend sein kann.

---

[10]) Ursprung, l. c. p. 61.

1. Schuppenhaare der Bromeliaceen.

Zunächst führe ich meine Untersuchungen über extrem atmosphärische Bromeliaceen der Gattung *Tillandsia* hier an.

Über topographische Anordnung des Schuppenkleides dieser Formen sind nähere Angaben bei Schimper[1]) und Mez[2]) gemacht. Ich rekapituliere aus denselben die folgenden wichtigsten Punkte: Jede Schuppe besteht aus einem zentralen, relativ derben und im wesentlichen der direkten Wasseraufnahme dienenden Schild und einem flach ausgebreiteten oder schräg nach oben gestellten, zarten, hyalinen, aus schmalen, radiär angeordneten Zellen gebildeten Flügel.

Während das Schild mit seiner Unterseite mit der Blattepidermis fest verwachsen ist und keinen Luftraum zwischen sich und der Blattepidermis läßt, sind die Zwischenräume zwischen Flügel und Blattepidermis, sowie bei der überall eintretenden partiellen gegenseitigen Deckung der Flügel zwischen diesen selbst, im trockenen Zustande mit Luft erfüllt.

Was die genauere, für die optischen Erscheinungen in Frage kommende Struktur dieser Flügelzellen betrifft, so kann ich nach meinen Untersuchungen die Angaben Hedlunds[3]) bestätigen, daß dieselben im trockenen Zustand nach oben offene Schalen darstellen, das heißt, ihre Konkavflächen nach außen richten.

Während Schimper der Meinung ist, daß diese Trichomflügel im wesentlichen dem Verdunstungsschutz der Pflanzen dienen, hat Mez überzeugend dargetan, daß ihre vorzüglichste Funktion in der Hinleitung atmosphärischen Wassers zu den Scheibenzellen der Trichome besteht, wobei er selbstverständlich auch ihre nebensächliche Bedeutung als Schutzorgane gegen allzu intensive Verdunstung betont.

Ich möchte diesen beiden Funktionen noch eine dritte zur Seite stellen, nämlich die als Lichtschutzapparat, wobei ich mir darüber klar bin, daß auch diese Eigenschaft der Trichome nur eine sekundäre ist und gegenüber ihrer Bedeutung als kapillar wasserzuführende Organe zurücktritt.

Meine ersten Untersuchungen an derartigen Bromeliaceenblättern bezogen sich bei dem zunächst vorhandenen Mangel an lebendem Material von anderen typischen Formen nicht auf die Oberseite, sondern auf die Unterseite der Blätter von *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. Diese Versuche waren in Anbetracht der Tatsache, daß es sich hier bei der ausgebreiteten Lage der Rosettenblätter von Pflanzen um Verhältnisse handelt, die nicht als Lichtschutzverhältnisse gedeutet werden können, wesentlich informatorischer Natur. Die Größen der Zerstreuung der Strahlen, die ich

---

[1]) Schimper, A. F. W., Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888 p. 69.

[2]) Mez, C., Physiolog. Bromeliaceen Studien I. Sep. aus Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XL, Heft 2. 1904 p. 185 ff.

[3]) Hedlund in Botanisca Notiser 1901 p. 217—224, zit. nach Bot. Zentralbl. LXXXIX (1902) p. 149.

hier gefunden habe, geben nur einen Maßstab für die Wirksamkeit der Lichtzerstreuung durch Schuppenbelege, die normaler Weise nicht dem direkten Licht ausgesetzt sind und dementsprechend nicht als Lichtschutz dienen dürften. Ein Interesse haben diese Versuche trotzdem deswegen, weil sie zeigen, wie groß die Wirkung der gerade bei *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. [4]) studierten, der kapillaren Wasseraufsaugung dienenden Belege ohne spezielle Anpassung an Lichtverhältnisse sind.

Die im Nachstehenden dargestellten Versuche wurden an Blättern ausgeführt, in welche die Thermonadel eingestochen war. Sie ergaben eine nicht unbeträchtliche, wenn auch, wie die folgenden Versuche zeigen werden, in ihrer Höhe keineswegs auffällige Zerstreuung der Strahlen, denn die Temperatur stieg bei Blättern mit Schuppenbelag auf 20,0, bei solchen ohne Schuppenbelag auf 22,5 Skalenteile im Mittel. Setzt man die bei der Versuchsanordnung Tabelle 1 No. 2 angegebenen Skalenteile (22,5) gleich 100, so würden der Unterseite mit Schuppen (No. 1: 20,0 Skalent.) nur 88,9 Skalenteile entsprechen, d. h. 11,1 % der Strahlen werden durch den Schuppenbelag reflektiert resp. zerstreut.

Tabelle No. 1.

Name der Pflanze: *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr.
Zeit der Belichtung: 1 Min. — Versuchsanordnung: im dampfgesättigten Raum.

Versuch No. Versuchsreihe No.	1. Unterseite mit Schuppen; trocken	2. Unterseite ohne Schuppen	3. Unterseite mit Schuppen; benetzt	4. glänzende Oberseite ohne Schuppen
	Skalenteile	Skalenteile	Skalenteile	Skalenteile
1	20,5	22,5	23,0	21,5
2	20,0	23,0	23,5	21,0
3	19,0	21,0	21,5	19,5
4	18,5	21,5	22,0	20,0
5	19,5	22,0	22,0	20,5
6	19,0	21,5	22,5	20,0
7	20,0	23,0	23,5	21,5
8	20,5	22,5	23,0	21,0
9	22,0	24,0	24,0	22,5
10	21,0	24,0	25,0	22,5
Gesamt-Mittel:	20,0	22,5	23,0	21,0
Diff. von:	$^1/_2$	$^2/_3$	—	$^2/_4$
in Prozent:	11,1 %	2,2 %	—	6,7 %

Ich werde unten nochmals auf *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. zurückzukommen haben und an dieser Spezies zeigen, daß auf der Unterseite der Blätter, durch die in eigenartiger, ganz charakteristischer Weise hohlspiegelartig gebauten Epidermiszellen, die Lichtreflexion eine beträchtliche Höhe erreichen kann.

Die Unterseite des Blattes von *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. zeigt auch eine glänzende Epidermis, welche die Wirkung des Schuppenbelages

[4]) Tietze, M., l. c. p. 42.

noch verstärkt. Tritt aber Benetzung der Pflanze ein, so wird dadurch, daß die Kapillarräume zwischen Schuppen und Blattepidermis mit Wasser ausgefüllt werden, diese an der glänzenden Außenseite der Blattepidermis stattfindende Lichtbrechung in derselben Weise aufgehoben, wie dies durch Zwischenschaltung des Zedernholzöles zwischen Deckglas und Frontlinse unserer Mikroskop-Immersionssysteme geschieht. Sind diese Kapillarräume mit Wasser gefüllt, so zeigt das Galvanometer nach einer Minute einen Anstieg bis zu 23,0 Teilstrichen im Mittel, überholt also den Anstieg, der von der schuppenlosen Oberfläche erreicht wird, nochmals um 2,2%.

Es versteht sich, daß diese Versuche mit benetztem Schuppenbelag im dampfgesättigten Raum ausgeführt wurden; daß daher die gefundenen Differenzen eher zu gering als zu groß sind, geht aus meinen oben gemachten Ausführungen hervor.

Noch ausschlaggebender waren die Resultate, die ich bei den Untersuchungen von Blättern erhielt, die von extrem atmosphärischen *Tillandsia*-Arten stammten und sich durch ihre allseitige, spreuartige Schuppenbekleidung auszeichneten.

Tabelle No. 2.

Name der Pflanze: *Tillandsia Gardneri* Lindl.

Versuchsanordnung: im dampfgesättigten Raum.

Versuchsreihe No. I: Blatt mit Schuppen; trocken.

Zeit der Belichtung: Laufende No.	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile	5 Min. Skalenteile
1	45,5	104,0	160,5	211,5	259,5
2	45,0	104,5	160,0	211,0	260,0
3	47,5	106,5	162,5	213,5	262,0
4	47,0	106,0	162,0	213,0	261,5
5	46,0	105,0	161,0	212,0	260,5
6	46,5	105,5	161,5	212,5	261,0
7	44,5	103,5	159,5	210,5	259,0
8	44,5	103,5	159,5	210,5	259,0
9	46,5	106,0	161,5	212,5	261,0
10	47,0	105,5	162,0	213,0	261,5
Gesamt-Mittel:	46,0	105,0	161,0	212,0	260,5
Versuchsreihe No. II: Blatt ohne Schuppen.					
1	55,5	120,5	180,0	234,5	284,0
2	56,0	120,0	179,5	234,0	284,5
3	57,5	122,5	182,0	236,5	286,0
4	58,0	122,0	182,5	236,0	286,5
5	56,5	121,0	181,5	235,0	285,5
6	56,5	121,5	181,5	235,5	285,0
7	55,5	119,5	180,0	233,5	283,5
8	55,0	119,5	179,5	233,5	283,5
9	57,0	121,5	181,5	235,5	285,5
10	57,5	122,0	182,0	236,0	286,0
Gesamt-Mittel:	56,5	121,0	181,0	235,0	285,0

Versuchsreihe No. III: Blatt mit Schuppen; benetzt.

Zeit der Belichtung: Laufende No.	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile	5 Min. Skalenteile
1	56,5	123,5	183,0	237,5	285,0
2	55,5	122,5	182,5	236,5	286,0
3	58,0	125,0	186,0	240,0	287,5
4	59,0	126,0	185,5	239,0	288,5
5	57,0	124,0	184,5	238,5	287,0
6	57,5	124,5	184,0	238,0	286,5
7	55,5	123,0	182,5	236,5	285,0
8	56,0	122,5	183,0	237,0	285,5
9	57,0	124,0	184,0	239,0	286,5
10	58,0	125,0	185,0	238,0	287,5
Gesamt-Mittel:	57,0	124,0	184,0	238,0	286,5
Diff. von:	No. I/II	I/II	I/II	I/II	I/II
in Prozent:	18,6%	13,2%	11,0%	9,8%	8,6%
Diff. von:	No. I/III	I/III	I/III	I/III	I/III
in Prozent:	19,3%	15,3%	12,5%	10,9%	9,1%

Tabelle No. 3.

Name der Pflanze: *Tillandsia aloifolia* Hook.
Versuchsanordnung: im dampfgesättigten Raum.
Versuchsreihe No. I: Blatt mit Schuppen; trocken.

Zeit der Belichtung: Laufende No.	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile
1	32,0	75,0	113,0	148,5
2	32,0	74,5	113,0	148,0
3	30,5	74,0	111,5	148,0
4	31,0	73,5	112,0	147,5
5	29,5	73,0	110,5	146,0
6	30,0	73,0	111,0	146,0
7	31,0	73,5	111,5	147,5
8	30,5	74,0	112,0	147,0
9	29,0	72,0	110,0	145,5
10	29,5	72,5	110,5	146,0
Gesamt-Mittel:	30,5	73,5	111,5	147,0
Versuchsreihe No. II: Blatt mit Schuppen; benetzt.				
1	38,5	82,5	126,0	167,0
2	38,0	83,0	125,5	166,5
3	36,5	81,5	123,5	165,0
4	37,0	81,0	125,0	164,5
5	35,0	80,5	123,5	164,0
6	36,0	80,0	124,5	165,5
7	37,0	81,5	125,0	164,5
8	36,5	81,0	125,5	165,0
9	35,0	79,0	123,5	163,5
10	35,5	80,0	123,0	164,0
Gesamt-Mittel:	36,5	81,0	124,5	165,0

Versuchsreihe No. III: Blatt ohne Schuppen.

Zeit der Belichtung: Laufende No.	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile
1	41,5	87,5	131,5	173,0
2	41,0	87,5	131,0	173,0
3	40,0	86,0	131,0	172,0
4	40,5	86,5	130,0	171,5
5	39,5	85,5	129,0	170,5
6	39,5	85,0	129,5	171,0
7	40,0	86,5	130,5	172,0
8	40,5	86,0	130,0	171,5
9	39,0	84,5	129,0	170,0
10	38,0	85,0	128,5	170,5
Gesamt-Mittel:	40,0	86,0	130,0	171,5
Diff. von:	I/III	I/III	I/III	I/III
in Prozent:	23,8%	14,5%	14,2%	14,3%
Diff. von:	I/II	I/II	I/II	I/II
in Prozent:	16,4%	9,3%	10,4%	10,9%

Meine Tabellen No. 2 und No. 3 beziehen sich auf *Tillandsia Gardneri* Lindl., die von allen Autoren als Typobjekt für die Anpassungserscheinungen der extrem atmosphärischen Tillandsien studiert worden ist und auf die an besonders trockenen und hellen Standorten vorkommende *Tillandsia aloifolia* Hook. Bei der ersteren beträgt, wie meine Tabelle ergibt, die Zerstreuungsgröße der trockenen Schuppen im Vergleich mit dem schuppenlosen Blatt 18,6% der gesamten einfallenden Strahlen; bei *Tillandsia aloifolia* Hook. (Tab. 3) steigt dieser Betrag sogar bis auf 23,8% und ist der höchste, den ich bei Bromeliaceenblättern überhaupt beobachtet habe.

Ähnliche Resultate ergaben die Untersuchungen der Blätter von *Tillandsia streptophylla* Scheidw. und *Tillandsia vestita* Ch. et Schdl.; es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Strahlenzerstreuung an der Schuppenbedeckung der Blätter extrem atmosphärischer Bromeliaceen konstant einen sehr hohen Wert besitzt.

Es könnte überraschen, daß die mit besonders stark abstehender Beschuppung versehene *Tillandsia Gardneri* Lindl. in ihrer Lichtzerstreuungsfähigkeit überragt wird von *Tillandsia aloifolia* Hook., deren Schuppen der Blattfläche viel ebener anliegen, an Größe diejenigen von *Tillandsia Gardneri* Lindl. nicht erreichen und daher sich nicht so vielfach decken als jene. Aber *Tillandsia aloifolia* Hook. und eine geringe Anzahl nächstverwandter Arten zeichnet sich in anatomischer Beziehung, was den Schuppenbau betrifft, vor allen übrigen *Tillandsia*-Arten aus. Es handelt sich hier[5]) um die Eigenschaft der *Tillandsia aloifolia* Hook., daß die Membranen ihrer Schuppenflügel dicht mit feinen, sehr deutlichen Körnchen bedeckt sind, deren ganze Anordnung es erklärlich macht, daß sie die Lichtzer-

[5]) Vgl. die Figur in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40 (1904) Heft 2 p. 159 Fig. 1.

streuung an den Schuppenmembranen auf das wesentlichste unterstützen. Ich möchte in dieser anatomischen Eigenschaft der untersuchten *Tillandsia aloifolia* Hook. den Grund für die besonders hohe Lichtzerstreuungsfähigkeit ihrer Schuppenmembranen sehen und zweifle nicht daran, daß die beschriebenen Körnchen nichts anderes sind als Lichtzerstreuungsapparate.

Die Erscheinung, welche bereits bei *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. hervortrat, — daß nämlich dann, wenn die Intercellularräume zwischen Schuppenmembran und Epidermis mit Wasser erfüllt sind, die Lichtzerstreuung aufgehoben wird, ja daß sogar in diesem Falle die Einwirkung der Strahlen, obgleich sie die Schuppenmembranen und die zwischen ihnen enthaltenen Wasserschichten durchsetzen müssen, bedeutender ist, als wenn die gesamte Schuppenbekleidung entfernt wird, — tritt auch bei *Tillandsia Gardneri* Lindl. auf. Bei dieser Spezies betrug die höhere Erwärmung bei benetztem Schuppenbelag in der zweiten Minute drei Teilstriche im Mittel, d. h. um 2,4 % wurde die schuppenlose Oberfläche weniger erwärmt.

Bei *Tillandsia aloifolia* Hook. dagegen ist ein so großer Ausschlag, der durch die Benetzung des Schuppenbelages erzielt wird, nicht zu beobachten. Wie die Tabelle ergibt, werden nach 2 Minuten bei trockenem Schuppenbelag 73,5, bei fehlendem Schuppenbelag 86,0 Skalenteile erreicht. Die Temperaturerhöhung bei benetztem Schuppenbelag (81,0 Skalenteile) hält die Mitte zwischen den Werten der schuppenlosen und beschuppten Pflanze; daß dieser Wert nicht (wie bei *Tillandsia Gardneri* Lindl.) die Höhe des schuppenlosen Zustandes übertrifft, dürfte auf Rechnung der Lichtzerstreuung zu setzen sein, die an den beschriebenen Körnchen stattfindet.

Tatsächlich erkennt auch das unbewaffnete Auge einen wesentlichen Farbenunterschied zwischen den benetzten Blättern von *Tillandsia Gardneri* Lindl. und *Tillandsia aloifolia* Hook. Jene sind, wie dies Schimper[6]) mit Recht besonders hervorhebt, im benetzten Zustande hellgrün, diese dagegen, auch wenn vollständig mit Wasser getränkt, immer noch grüngrau.

Aus den bei den gesamten Bromeliaceen beschriebenen Verhältnissen geht klar hervor, daß der Lichtschutz, der von der Schuppenbedeckung gewährt wird, nur in Zeiten der Trockenheit wirklich große Bedeutung besitzt, dagegen vollständig aufhört oder, wie z. B. bei *Tillandsia aloifolia* Hook., wesentlich gemindert wird, sobald Regen fällt. In trockenen Zeiten setzt die Pflanze durch das Vorhandensein des Schuppenbelages allein schon ihre Verdunstung auf das wesentlichste herab. Wie bedeutend die Verdunstungshemmung ist, wie langsam das Wasser aus den Intercellularen des Schuppenbelages heraus verschwindet, wurde durch Mez[7]) rechnerisch und experimentell festgestellt. Dazu kommt nun aber auch im trockenen Zustand noch die Reduktion derjenigen Strahlenmenge, welche nicht der Assimilation dient, sondern nur die Verdunstungsgröße heraufsetzt.

---

[6]) Schimper, l. c. p. 70; vgl. auch: Mez, l. c. p. 182.

[7]) Mez in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, 1904 l. c. p. 191, 197.

Ein gleiches ist bei den benetzten Pflanzen nicht der Fall. In denjenigen Zeiten, welche reichlich Bewässerung bringen, kommt es auf größere oder geringere Verdunstung weniger an; demnach sehen wir, daß die in ihrer Wirksamkeit vorher, im trockenen Zustand des Blattes, stark geminderte Lichtfülle nun ungehindert ins Blattinnere gelangt. Allerdings dürfte die Lichtmenge, die das im natürlichen Zustande benetzte Blatt trifft, des bewölkten Himmels wegen, dem ja doch der Regen entstammt, eine wesentlich geringere sein, als die Strahlenmenge, die der unbewölkte Himmel der trockenen Jahreszeit herabsendet.

Die hier beschriebenen Verhältnisse sind in dieser Ausbildung natürlich nur bei solchen Pflanzen möglich, bei denen infolge fehlender Cuticularisation der Trichommembranen eine völlige Benetzung derselben möglich und zugleich infolge des Zusammenhangs der durch die Trichome gebildeten Capillarsysteme eine sehr vollständige ist[8]).

§ 22.

2. Gewöhnliche Haare anderer Pflanzengruppen.

Wo immer das Wasser nicht die Haarbekleidung durchtränkt, kann auch während der feuchten Zeit die lichtzerstreuende Wirkung des Trichombelages nicht wesentlich herabgesetzt werden. Dies ist bei einem meiner Versuchsobjekte der Fall, das sich durch besonders stark weißfilzige Blätter auszeichnet, nämlich bei *Centaurea candidissima* Lam.

Diese Spezies zeichnet sich durch einen dichten Filz aus, der von außerordentlich langen, schlaffen, nach dem Typus der zweiarmigen Trichome gebauten Haaren gebildet wird. Die Schenkel dieser Haare stehen nicht ab, sondern laufen der Blattfläche mehr oder weniger parallel; sie sind so dicht miteinander verflochten, daß man von lockerem Gewebe im ursprünglichen Sinne des Wortes sprechen kann. Dabei bieten sie mit ihren zahlreichen plötzlichen Biegungen und Knickungen, sowie dadurch, daß sie streckenweise ihr Lumen deutlich erkennen lassen, streckenweise aber auch wieder zusammengefallen sind, eine übergroße Menge von Unregelmäßigkeiten dar, welche lichtzerstreuend wirken.

Die Entfernung der Haare ist mit Hilfe eines feinen Skalpells soweit möglich, daß die grüne Unterlage vollkommen unverletzt erscheint. Ich habe bei Vergleich von Oberseite mit Haarbelag resp. nach experimenteller Entfernung desselben meine Tabelle 4 erhalten, welche zeigt, daß bei dieser *Centaurea* in der ersten Minute ca. 37% der Strahlen zerstreut resp. reflektiert werden.

---

[8]) Mez, l. c. p. 174, 191.

Tabelle No. 4.

Name der Pflanze: *Centaurea candidissima* Lam.

Blatt-Oberseite und Unterseite mit dichtem, weißem Filz.

Versuchsanordnung: im dampfgesättigten Raum.

A. Versuchsreihe I: Blattoberseite mit Filz.

Zeit der Belichtung: No.	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile	5 Min. Skalenteile
1	18,0	49,5	81,5	113,0	140,5
2	17,5	49,0	82,0	112,5	141,0
3	19,5	50,5	83,0	114,0	142,5
4	19,0	51,0	83,5	114,5	142,0
5	18,5	49,5	82,5	113,0	141,5
6	18,0	50,0	82,0	113,5	141,0
7	19,0	50,5	83,5	114,5	142,5
8	19,5	51,0	83,0	115,0	142,0
9	21,0	52,5	84,0	114,5	143,5
10	20,0	51,5	85,0	115,5	143,5
Gesamt-Mittel:	19,0	50,5	83,0	114,0	142,0
Versuchsreihe II: Blattoberseite ohne Filz.					
1	29,0	67,5	103,0	134,5	163,0
2	28,5	67,5	102,5	135,0	163,0
3	30,0	69,0	104,0	136,5	164,0
4	30,5	69,5	105,0	136,0	164,5
5	29,5	69,0	103,5	135,0	163,5
6	29,0	68,0	102,5	135,5	163,0
7	30,5	69,0	104,5	137,0	164,0
8	30,0	69,5	104,0	136,5	164,0
9	32,0	71,0	105,5	137,5	166,0
10	31,0	70,0	105,5	136,5	165,0
Gesamt-Mittel:	30,0	69,0	104,0	136,0	164,0
Prozent:	36,7%	26,8%	20,2%	16,2%	13,4%

Versuchspflanze No. 2.

B. Versuchsreihe I: Blattoberseite mit Filz.

1	20,5	52,5	86,0	118,5	147,0
2	20,0	52,5	85,5	118,0	147,0
3	20,0	53,0	87,0	118,0	147,5
4	21,0	52,0	86,0	119,0	146,5
5	18,5	50,5	84,5	116,5	145,0
6	19,0	50,5	85,0	117,0	145,0
7	22,0	53,0	87,0	119,0	147,5
8	21,0	53,5	88,0	119,0	148,0
8	18,5	51,0	85,5	117,5	145,5
10	19,5	51,0	84,5	117,5	145,5
Gesamt-Mittel:	20,0	52,0	86,0	118,0	146,5

Versuchsreihe II: Blattoberseite ohne Filz.

Zeit der Belichtung: No.	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile	5 Min. Skalenteile
1	32,0	73,0	110,5	141,5	169,0
2	32,5	73,5	110,5	141,0	168,5
3	33,0	73,0	111,0	141,5	169,5
4	32,0	74,0	110,0	142,5	169,0
5	30,5	72,0	108,5	140,0	167,0
6	31,0	71,5	108,5	140,5	167,0
7	34,0	74,5	111,0	143,0	169,5
8	33,0	74,5	111,5	142,5	170,0
9	30,5	71,5	109,0	140,5	167,5
10	31,5	72,5	109,0	141,0	167,5
Gesamt-Mittel:	32,0	73,0	110,0	141,5	168,5
Prozent:	37,5%	28,9%	21,8%	16,6%	13,1%

Bemerkenswert erschien, daß bei dieser Spezies diejenigen Blätter, welche im Kalthaus während des Winters, d. h. bei ungenügender Beleuchtung getrieben waren, sich durch wesentlich verminderte Behaarung auszeichneten, derart, daß sie im extremen Fall deutlich grün waren. Versuche, die ich mit solchen jungen Blättern angestellt habe, zeigten, daß tatsächlich die Lichtzerstreuung an ihnen beinahe vollständig aufgehoben war, ja die von mir gefundenen Größen, welche in Tabelle 5 dargestellt sind, ergeben gegenüber den vorher verzeichneten derartig große Differenzen, daß dieselben nicht allein auf die aufgehobene Lichtzerstreuung zurückgeführt werden können.

Die Erklärung für diese Zahlen ist, daß diese Blätter zugleich in ihrer ganzen Textur sehr verschieden, nämlich das zweite sehr viel dünner war, als das während des Sommers ausgebildete erste, das eine dicke, ledrige Konsistenz besaß. Demnach beweisen meine Zahlen in Tabelle 5 nur, daß tatsächlich eine sehr große Menge von Strahlen von diesen grünen, bei ungenügender Beleuchtung erwachsenen Blättern aufgenommen wird.

Um wie viel größer diese Strahlenmenge ist als diejenige, welche in normale Blätter eindringt, kann dagegen nicht ausgesagt werden, weil ein unbekannter, aber, wie ich glaube, hoher Prozentsatz der Temperaturerhöhung auf die dünne Textur der Blätter berechnet werden muß.

Die Tatsache, daß dichter Haarbelag als Lichtschutzeinrichtung dienen kann, wurde, wie oben ausgeführt, besonders von Wiesner[1]) betont. Derselbe hat nachgewiesen, daß junge Blätter von *Tussilago Farfara* L. dann, wenn man den oberen Haarbezug ohne Verletzung entfernt, im Sonnenlicht merklich erblassen, also eine Schädigung des Chlorophylls durch das Licht erfahren; auch nach Überdeckung mit einem Glassturz, der die Transpiration einschränkte und alle anderen schädigenden Einflüsse ausschloß, so daß nur noch die Lichtwirkung in Frage kam, war ein deutliches Erblassen der Blättchen zu beobachten.

[1]) l. c. § 11.

Tabelle No. 5.

Centaurea candidissima Lam. — im dampfgesättigten Raum.

Zeit der Belichtung:		1 Min.	2 Min.	3 Min.
Oberseite eines bei genügender Beleuchtung erwachsenen jungen Blattes, beiderseits mit Filzhaaren bedeckt.	1	22,5	56,0	90,5
	2	22,5	56,0	90,0
	3	22,0	55,0	90,0
	4	21,5	55,5	90,0
	5	21,0	54,5	89,0
	6	21,5	55,0	89,5
	7	20,5	53,5	88,5
	8	20,0	54,0	88,0
	9	19,5	53,0	87,0
	10	19,0	52,5	87,5
Gesamt-Mittel:		21,0	54,5	89,0
Oberseite eines bei ungenügender Beleuchtung erwachsenen jungen, beiderseits grünen Blattes.	1	42,5	96,0	142,5
	2	43,5	95,5	142,5
	3	41,5	95,0	141,0
	4	42,5	94,5	142,0
	5	42,0	95,5	141,5
	6	41,5	95,0	141,0
	7	40,5	93,0	140,0
	8	41,0	94,5	141,0
	9	39,5	92,5	139,5
	10	40,5	93,5	139,0
Gesamt-Mittel:		41,5	94,5	141,0

Ich habe *Tussilago Farfara* L., durch diese Wiesnersche Notiz angeregt, gleichfalls als Untersuchungsobjekt verwendet und gefunden, daß die Differenz zwischen haarbedeckten und künstlich entblößten Blattflächen recht bedeutend ist. Meine Tabelle 6 gibt darüber Auskunft.

Tabelle No. 6.

Name der Pflanze: *Tussilago Farfara* L.

Versuchsanordnung: im dampfges. Raum. — Zeit der Belichtung: $^1/_2$ Min.

	Junges, entfaltetes Blatt		ganz junges, noch nicht entfaltetes Blatt		ganz junges Blatt desgl.	
	Oberseite mit Haarbedeckung	Oberseite ohne Haar	Oberseite mit Haar	Oberseite ohne Haar	Oberseite mit Haar	Oberseite ohne Haar
1	26,0	30,0	13,5	17,0	19,0	27,0
2	25,5	30,5	13,5	16,5	19,5	26,5
3	27,5	31,5	14,5	18,0	20,0	27,5
4	27,0	32,0	14,0	18,0	19,0	26,5
5	28,0	33.0	13,5	17,0	21,5	29,5
6	28,5	32,5	12,5	16,0	22,0	29,0
7	28,5	33,0	11,5	15,5	21,0	28,5
8	27,0	31,5	12,5	15,0	20,5	28,0
9	26,5	31,0	12,5	16,0	20,5	28,0
10	25,5	30,0	12,0	16,0	22,0	29,5
Gesamt-Mittel:	27,0	31,5	13,0	16,5	20,5	28,0
Prozent:	14,2%		21,2%		26,8%	

Es erscheint mir bemerkenswert, daß die anatomische Struktur des Haarfilzes bei *Tussilago Farfara* L. ähnlich ist derjenigen, welche oben für *Centaurea candidissima* Lam. beschrieben wurde; es sind auch hier außerordentlich lange, schlaffe, sehr vielfach und unregelmäßig gewundene Trichome, die einem kurzen, wenigzelligen Basalteil aufsitzen und deren Gestalt man nicht mit Unrecht mit derjenigen einer Hetzpeitsche verglichen hat[2]). Auch hier bilden diese Haare eine dicht verflochtene Schicht über der Blattfläche. Ein gewisser biologischer Unterschied zwischen der beschriebenen *Centaurea candidissima* Lam. und *Tussilago Farfara* L. ist insofern vorhanden, als bei ersterer die Haarbekleidung das ganze Leben hindurch bestehen bleibt, während bei *Tussilago Farfara* L. nur die Blattunterseite, des Verdunstungsschutzes halber, die Haarbekleidung behält; von der Oberseite wird sie abgeworfen, nachdem die völlige Ausbildung der Gewebe und des Chlorophylls eingetreten, der jugendliche Zustand des Blattes also überwunden ist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen und wird auch von Wiesner u. a. betont, daß aus Filzhaaren gebildete Lichtschutzeinrichtungen gerade bei jugendlichen Blattzuständen besonders häufig sind, da die jungen Blätter mit ihrem unentwickelten Chlorophyllgewebe am meisten des Lichtschutzes bedürfen. Ich meine damit nicht die Bedeckung noch im Knospenzustand befindlicher Blätter, welche weniger dem Lichtschutz, als vielleicht mechanischen Zwecken dient, sondern diejenigen Filzbekleidungen, welche während

Tabelle No. 7.

Name der Pflanze: *Cydonia vulgaris* = *Pyrus Cydonia* L.

Versuchsanordnung: im dampfges. Raum. — Zeit der Belichtung: 1/2 Min.

	I. Junges Blatt, Unterseite und Oberseite mit Haarbedeckung		II. Ganz junges, noch nicht ganz entfaltetes Blatt. Haarbedeck. wie I	
	Oberseite mit Haar	Oberseite ohne Haar	Oberseite mit Haar	Oberseite ohne Haar
1	28,5	32,5	18,0	20,5
2	29,5	33,5	20,5	23,0
3	31,0	34,5	19,0	21,5
4	30,0	34,5	20,0	22,5
5	31,5	35,5	18,0	20,5
6	28,5	32,5	20,0	22,5
7	31,5	35,0	17,5	20,5
8	29,0	33,5	19,5	21,5
9	30,5	34,0	19,0	21,5
10	30,0	34,5	18,5	21,0
Gesamt-Mittel:	30,0	34,0	19,0	21,5
Prozent:	11,8%		11,6%	

[2]) Arzneibuch für das Deutsche Reich. 4. Ed. (1900) p. 167.

der Entfaltung der jungen Blätter bestehen, dann aber nach Fertigstellung der Organe abgeworfen werden[3]).

Zu diesen Schutzeinrichtungen gehört die einzige bisher in ihrer Wirkung quantitativ untersuchte und oben zitierte Haarbekleidung der jungen Blätter von *Cydonia vulgaris* L.; verwunderlich ist dabei allein die geringe Wirksamkeit der Haarbekleidung, die Linsbauer berechnet[4]).

Ich habe deswegen auch hier nach der Methode der thermoelektrischen Messung eine Nachprüfung der Wirksamkeit dieses Haarkleides vorgenommen und bin zu den in Tabelle 7 dargestellten Resultaten gekommen.

Es ist hier der Ort, auf die von Linsbauer ausgeführten photometrischen Versuche und besonders auf die von ihm angewendete Methode zurückzukommen. Linsbauer hat von *Cydonia vulgaris* eine ganze Anzahl von Versuchen gemacht in der Weise, daß er vom jungen bis zum ausgewachsenen Zustand der Blätter die Wirkung der Haarbekleidung prüfte.

Indem er die Intensität des auffallenden Lichtes gleich Eins setzte, fand er, daß ein ganz junges Blatt durch die normale Blatthälfte 0,014 und die enthaarte 0,027 der Einheit durchließ. Die älteren Blätter ergaben mit fortschreitender Enthaarung geringere Differenzen. Von der relativen Lichtmenge wurde, um bei dem jüngsten Stadium zu verbleiben, vom Blattgewebe 0,973, von den Haaren allein 0,013 der Einheit aufgehalten.

Diese Zahlen sind, was die geringe Wirksamkeit der Haarbekleidung betrifft, derart abweichend von meinen Ergebnissen, daß, abgesehen natürlich von dem Unterschied, den Linsbauer durch senkrecht oder unter kleinem Einfallswinkel wirkendes Sonnenlicht erhalten mußte[5]), nur die Methode der Untersuchung hierfür als Erklärung herangezogen werden kann.

Es sei darauf hingewiesen, daß Linsbauer[6]) selbst betont, daß seine Zahlenwerte wegen der abweichenden Methode absolut nicht mit denen von N. J. C. Müller, Engelmann, Reinke, Vierordt verglichen werden können, und ich bin deshalb auch nicht erstaunt, daß seine und meine Zahlen solche ungeheuren Abweichungen zeigen.

Die Gestalt der Lichtschutzhaare von *Cydonia vulgaris* ist derjenigen sehr ähnlich, welche eben für *Tussilago Farfara* und *Centaurea candidissima* beschrieben wurde: außerordentlich langgestreckte und durcheinander gewirrte Trichome mit dünner Wandung und weitem Lumen, an den vielen Krümmungen schon unter dem Mikroskop lebhafte Lichtreflexe zeigend.

Es dürfte eine nicht uninteressante Aufgabe sein, durch Stichproben im Pflanzenreich der Frage näher zu treten, ob die Gestalt der Lichtschutzhaare, wie ich sie bei meinen Objekten mit den schlaffen und durcheinander gewirrten Trichomen gefunden habe, vielleicht allgemeiner ist. Daß diese Haargestaltung besonders geeignet für den angegebenen Zweck ist, kann

---

3) l. c. § 11. 4) l. c. § 19.

5) Linsbauer, l. c. p. 57, 77 Anm. 1.

6) Linsbauer, l. c. p. 55.

keinem Zweifel unterliegen; aber auch die Schuppenhaare der Bromeliaceen, welche völlig anders gestaltet sind und sich nur durch die Abteilung der Trichomscheiben in viele schmale Segmente den bezeichneten Haaren einigermaßen nähern, zeigen, daß mit Hilfe von verschiedenen morphologischen Gestaltungen die gleichen Resultate bezüglich des Lichtschutzes erreicht werden können. — Übrigens wurde von Tietze[7]) nachgewiesen, daß auch bei vielen Bromeliaceen dadurch gleichfalls dicht verfilzte Auflagen auf den Blättern entstehen können, daß die Trichome an ihren Rändern in lange gewellte Fortsätze auslaufen; diese Filzbekleidung ist nicht nur habituell, sondern auch funktionell mit derjenigen der beschriebenen Compositen in eine Linie zu stellen.

§ 23.

Die Wirkung der glänzenden Oberflächen.

Wie bereits oben ausgeführt, war es gleichfalls zuerst Wiesner[1]), der glänzende Oberflächen als eine Einrichtung des Lichtschutzes der Pflanzen ansah, ohne jedoch in quantitative Erwägungen über die Wirksamkeit dieses Schutzmittels einzutreten. Ganz besonders weist er darauf hin, daß Blätter, welche im jugendlichen Zustand durch andere Einrichtungen geschützt sind, nach der Entfaltung eine stark lichtreflektierende Cuticula besitzen, und durch sie vor Schädigungen bewahrt werden.

Die Tatsache, daß stark glänzende Blattoberflächen eine Lichtschutzfunktion ausüben, geht schon aus den Beobachtungen, die wir in unserer heimischen Flora machen können, mit großer Wahrscheinlichkeit hervor. Der habituelle Eindruck, den die Blätter des im dichten Waldesschatten wachsenden Unterholzes machen, ist wesentlich verschieden von demjenigen, welchen auf großen Lichtgenuß gestimmte Blätter hervorrufen. Stahl[2]) hat sich mit diesen Fragen genauer beschäftigt, hat aber bei seinen Untersuchungen mehr die innere Struktur der Licht- und Schattenblätter als ihre Oberfläche berücksichtigt. Daß diese nicht vernachlässigt werden darf, geht schon daraus hervor, daß es gerade die Lichtreflexe sind, die auf dem Sonnenlaub so häufig auftreten und, wie ich glaube, den wesentlichen physiognomischen Unterschied zwischen Licht- und Schattengewächsen hervorbringen.

Um mich in dieser Beziehung auf möglichst gesichertem Boden zu bewegen, habe ich, der Erfahrung der praktischen Gärtnerkunst vertrauend, mich in Vilmorins[3]) Blumengärtnerei über typische Schattengewächse informiert und finde dort eine lange Liste von Gehölzen, die sich dadurch auszeichnen und praktische Bedeutung besitzen, daß sie noch im tiefsten Schatten zu gedeihen vermögen, also einen außerordentlich geringen Licht-

[7]) Tietze, l. c. p. 28 (40).

[1]) Wiesner, Die natürl. Einricht. etc. l. c. p. 42.

[2]) Stahl, Bot. Ztg. 1880 l. c. p. 868—874.

[3]) Vilmorins Blumengärtnerei; ed. 3 (1896) p. 161.

genuß nötig haben. Mit Ausnahme von *Ilex Aquifolium* L., die aber auch, wie bekannt, an sonnigen Standorten vorkommt und gerade dort sich am schönsten baumartig entwickelt, zeichnen sich die Blätter aller dieser Pflanzen durch vollkommen matte Oberflächen aus; außer bei *Ilex Aquifolium* L. ist bei keiner derselben eine spiegelnde Epidermis vorhanden; im Gegenteil haben einige der dort angeführten Spezies Andeutungen derjenigen sammetartigen Beschaffenheit, welche wir an Blumenblättern zu sehen gewöhnt sind und welche auf Papillenbildung der Epidermis beruht, also gerade auf dem Gegensatz zu einer spiegelnden Außenseite. Für derartige Blätter hat zweifellos die Bemerkung Stahls[4]) über die Vermehrung der Belichtung durch die Papillenbildung Berechtigung.

Eine gleiche Zusammenstellung extremer Lichtgewächse finde ich leider am angeführten Orte nicht. Aber die Beobachtung, welche Haberlandt[5]) als erster in den Tropen gemacht hat, daß in höchster Lichtesfülle auch die größte Menge spiegelnder Blätter vorkommt, finde ich in prägnanter Weise durch seine oben zitierten Worte bestätigt, — das Nähere hierüber sei bei Hansgirg[6]) nachgelesen, der eine Anzahl von Typen stark glänzender Lichtblätter unterscheidet, unter denen der Palmentypus wohl der hervorstechendste ist.

Ein nicht uninteressantes Beispiel für die Tatsache, daß Schattenblätter im allgemeinen glanzlose, Lichtblätter dagegen stark glänzende Oberflächen zu besitzen pflegen, bietet *Hedera Helix* L., deren Wachstum im allgemeinen im Schatten stattfindet, während die Blütenbildung durch intensives Licht bedingt wird, so daß die Pflanze sich also aus einem Gewächs

Tabelle No. 8.

Name der Pflanze: *Hedera Helix* L.

Schattenblatt mit stumpfer Oberseite.

I. Blattoberseite.

Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	14,5	37,0	86,5	126,5	160,0
2	14,5	37,5	86,0	126,5	161,0
3	15,0	38,0	87,5	127,5	161,0
4	15,5	38,5	87,0	127,0	161,5
5	14,5	37,0	86,5	126,0	160,5
6	14,0	37,5	86,0	126,5	160,0
7	13,5	36,5	85,5	125,5	159,5
8	13,0	36,0	85,5	125,0	159,0
9	12,5	36,0	84,5	125,0	159,0
10	13,0	36,0	85,0	124,5	158,5
Gesamt-Mittel:	14,0	37,0	86,0	126,0	160,0

[4]) Stahl, Über bunte Laubblätter, l. c. p. 208. [5]) l. c. § 10.

[6]) Hansgirg, l. c. Typus 24, 26 etc.

			II. Blattunterseite.		
Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	13,5	36,5	86,5	125,5	160,0
2	14,5	36,5	85,5	126,5	160,0
3	14,5	37,0	86,5	127,0	160,5
4	15,0	37,5	86,5	126,5	161,0
5	13,5	36,5	85,5	126,0	160,0
6	14,0	36,0	86,0	125,5	159,5
7	12,5	35,0	85,0	125,0	158,5
8	13,0	35,5	84,5	124,5	159,0
9	12,0	34,5	84,5	124,5	158,0
10	12,5	35,0	84,5	124,0	158,5
Gesamt-Mittel:	13,5	36,0	85,5	125,5	159,5

tiefen Schattens im Laufe ihrer Entwicklung zu einem charakteristischen Lichtgewächs weiterbildet. Als Grundlage für die Untersuchungen der glänzenden Lichtblätter von *Hedera Helix* L. mußten zunächst Untersuchungen über die Reflexionstätigkeit von Oberseite und Unterseite der glanzlosen Schattenblätter vorangehen.

Die Zahlen in Tabelle No. 8 zeigen, daß bei Stellung des Blattes unter einem Winkel von 45^{0} zum auffallenden Lichte die Erwärmung der Blattoberseite, mithin die Menge der von dieser absorbierten Strahlen eine dauernd um ein geringes höhere ist als diejenige der Blattunterseite. Dieses Resultat hat nichts überraschendes, denn die blassere Farbe der Blattunterseite, welche durch die luftgefüllten Intercellularen des Schwammparenchyms verursacht wird, zeigt schon dem bloßen Auge, daß auf der Unterseite eine etwas größere Lichtzerstreuung stattfindet als auf der Blattoberseite.

Tabelle No. 9.

Name der Pflanze: *Hedera Helix* L.

stark glänzendes Sonnenblatt.

			I. Blattunterseite.		
Zeit der Belichtung No.	1/2 Min. Skalenteile	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile
1	16,5	39,5	86,0	121,5	144,5
2	15,5	39,5	87,0	121,0	144,5
3	15,0	38,5	85,5	121,0	143,5
4	15,0	38,0	85,5	120,0	143,0
5	13,5	37,5	84,5	119,0	142,0
6	14,0	37,0	84,0	119,5	142,5
7	14,5	39,0	86,0	120,5	143,5
8	15,5	38,5	85,0	121,0	144,0
9	12,5	36,5	83,5	118,0	141,0
10	13,5	36,0	83,0	118,5	141,5
Gesamt-Mittel:	14,5	38,0	85,0	120,0	143,0

II. Blattoberseite.

Zeit der Belichtung: No.	$^1/_2$ Min. Skalenteile	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile
1	14,5	36,0	79,5	112,5	133,5
2	14,5	36,5	79,0	112,0	133,5
3	14,0	35,0	78,0	111,5	132,5
4	14,5	36,0	78,5	111,5	132,0
5	12,5	34,0	77,5	110,5	131,0
6	13,0	34,5	77,5	110,0	131,5
7	14,0	35,5	78,5	112,0	133,0
8	14,0	36,0	79,0	111,5	132,5
9	12,0	33,0	76,0	109,5	130,0
10	12,0	33,5	76,5	109,0	130,5
Gesamt-Mittel:	13,5	35,0	78,0	111,0	132,0
Prozent:	7,2 %	7,9 %	8,0 %	7,5 %	7,7 %

Bei den Lichtblättern verkehrt sich nun, wie Tabelle No. 9 zeigt, dieses Verhältnis vollkommen ins Gegenteil: Die schwächere Erwärmung, d. h. die geringere Menge der einfallenden Strahlen, welche in den ersten vier Minuten der Untersuchung eine zwischen 7,2% und 8,0% betragende Größe besitzt, also ungefähr ein Zwölftel des aufgestrahlten Lichtes, kann allein auf Rechnung der spiegelnden Oberseite gesetzt werden, während beim Schattenblatt eine derartige Schwächung des einfallenden Lichtes nicht stattfindet.

Bevor ich mit der Darstellung meiner auf die Größe der Lichtreflexion an glänzenden Blättern bezüglichen Untersuchungen fortfahre, sei zunächst ein Unterschied zwischen verschiedenen Arten spiegelnder Blätter betont.

Bei dem Lichtblatt von *Hedera Helix* L. wurden die in Tabelle No. 9 erhaltenen Werte dadurch erzielt, daß die Strahlen der Lichtquelle nicht senkrecht, sondern unter einem Winkel von 45° auf die Blattfläche geschickt wurden.

Von allen Autoren, welche sich mit den Fragen von Lichtgenuß und Lichtschutz grüner Pflanzenorgane beschäftigen, wird die Milderung des Lichtes, die durch schrägen Einfall erzielt wird, ganz besonders hervorgehoben und ist ja ohne weiteres verständlich. Die Lichtmenge, welche die Flächeneinheit eines ebenen Blattes empfängt, ist proportional dem cosinus des Einfallswinkels der auffallenden Strahlen; sie nimmt also mit zunehmendem Einfallswinkel ab. Dazu kommt noch, daß im allgemeinen mit zunehmendem Einfallswinkel i die reflektierte Lichtmenge zunimmt, die eindringende Lichtmenge dagegen abnimmt. In der Natur wird bei sämtlichen Lichtblättern, wie es scheint ohne Ausnahme, die Tendenz verfolgt, das intensivste Licht des Mittags niemals rechtwinklig auf die assimilierenden Blattflächen auffallen zu lassen, sondern stets dem Lichteinfall einen mehr oder weniger großen Winkel darzubieten. Ohne mich hier auf die Anführung vieler weiterer Zitate einzulassen, beschränke ich mich auf das Zeugnis von Ewart[7],

[7]) Ewart, A. J., Effects of Tropical Insolation; ‚Annals of Bot.‘, vol. 11 p. 439.

der aus eigener Beobachtung feststellt, daß „no tropical plant places or allows its leaves to be in such a position that the upper surfaces are at right angles to the sun's incident rays when at the zenith".

Ganz besonders sind es überall die jugendlichen Blätter, welche durch ihre Stellung zum einfallenden Licht auf das deutlichste das Bestreben der Pflanze erkennen lassen, eine Reflexion der Lichtstrahlen durch schräge Stellung der Blattflächen zum einfallenden intensivsten Lichte zu erzielen[8].

Weder bei dem Lichtblatt von *Hedera Helix* L. noch bei allen anderen von mir untersuchten dicotylen glänzenden Laubblättern konnte irgend eine größere Differenz gegenüber der matten Unterseite gefunden werden, wenn die spiegelnde Blattfläche dem Lichteinfall senkrecht entgegengestellt wurde.

Völlig anders dagegen verhielten sich die wenigen Bromeliaceenblätter mit spiegelnder Oberfläche, die ich untersuchen konnte. Vor allem ergab mir die Untersuchung von *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr., bei welcher besonders an den jungen Blättern eine sehr starke Lichtreflexion an der oberen Epidermis stattfindet, die Erscheinung, daß eine Schwächung des einfallenden Lichtes durch die Blattoberseite selbst dann eintrat, wenn die Lichtstrahlen senkrecht auffielen, ja gerade unter diesen Umständen ihr Maximum erreichten.

Habituell schon sind bedeutende Differenzen zwischen den Blättern der von mir untersuchten spiegelnden Dicotylen und denjenigen der Bromeliaceen vorhanden. Während bei allen untersuchten dicotylen Blättern ein Blattstiel vorliegt, an dem die Spreite unter einem stumpfen Winkel ansetzt und welcher geeignet ist, die Blätter in schräge Stellung zum einfallenden intensiven Licht zu bringen, ist bei den untersuchten Bromeliaceen keine derartige Einrichtung vorhanden. Die Blätter sind von der Basis bis zur Mitte ungefähr gleich breit; sie sind sehr fest und stark und nehmen mit ihrer Oberseite eine fixe Lage zum Lichteinfall ein und zwar eine Lage, welche, — da die Blätter dem Erdboden mehr oder weniger parallel verlaufen, bei *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. ihm sogar fest angedrückt sind, — gerade um Mittag beim höchsten Stand der Sonne ein senkrechtes Einfallen der Lichtstrahlen bedingt.

Diese habituellen Verschiedenheiten entsprechen höchst merkwürdigen anatomischen Differenzen in der Epidermis der Blätter.

Ohne alle Ausnahme habe ich bei den untersuchten spiegelnden dicotylen Blättern gefunden, daß es die Außenwand der Epidermiszellen ist, welcher im wesentlichen die Wirkung der Lichtreflexionen zugeschrieben werden muß. Es ist die glatte Cuticula, ganz besonders aber auch neben ihr die deutliche, bei den untersuchten am stärksten glänzenden Blättern, besonders der Ficus-Arten, auffällig starke Schichtung der äußeren Epidermiswände, welche hier als erklärendes Moment in Frage kommt.

Es sei bemerkt, daß auch in der Physik totale Reflexion der feinsten Art gerade durch parallele Lamellen reflektierender Flächen hervorgebracht

---

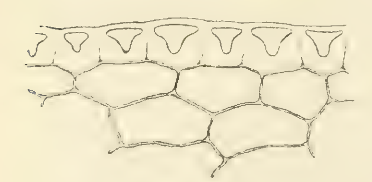
[8]) Vgl. Hansgirg, l. c. p. 439 ff.

wird und daß man sich z. B. vor der Einführung des Nicol-Prismas, dessen Wirksamkeit auf der großen Menge reflektierender paralleler Flächen beruht, künstlich zusammengesetzter Platten bediente, die aus feinsten Glaslamellen bestanden, um Lichtpolarisation zu erzeugen [9].

Die Tatsache, daß auch im Innern von Pflanzen, an Stellen, welche jeden Gedanken an Lichtschutzeinrichtungen ausschließen (z. B. Sklerenchymfasern in tiefer Rindenschicht, Reservezellulose in Samen etc.), geschichtete Membranen vorkommen, ja unter Umständen eine besonders starke Entwicklung der Schichten zeigen, kann nicht als Beweis angeführt werden gegen die für die beschriebenen speziellen Fälle gegebene Deutung, denn es ist klar, daß eine auf allgemeinen Ursachen beruhende Erscheinung unter Umständen zur Erreichung spezieller Zwecke Verwertung finden kann.

So sind es also nach meinen Untersuchungen die oberflächlichen Membranen der dicotylen Blätter, welche das Phänomen der Spiegelung hervorrufen, und nicht nur auf Dicotylen bezieht sich meine Ausführung, sondern auch auf einige untersuchte monokotyle Blätter, besonders aus der Familie der Araceen und Orchideen, welche durch den Blattstiel, oder wenn es sich um sitzende Blätter handelt, durch die Art ihrer Insertion an sich schon schräg zum einfallenden intensiven Licht gestellt sind.

Bei den genannten spiegelnden Bromeliaceen-Blättern dagegen sind es „Hohlspiegel"-Einrichtungen der Epidermiszellen, welche diese Eigenschaft der Lichtreflexion im wesentlichen bedingen. Dabei ist die Einrichtung nicht nur auf *Cryptanthus acaulis* Otto et Dietr. und das gleichfalls untersuchte *Nidularium splendens* beschränkt, sondern tritt bei den Gattungen *Vriesea* und *Tillandsia* bei vielen Arten auf, welche den Epiphyten niederer Ordnung zugezählt werden müssen [10]; als Beispiele für besonders schön ausgebildete Hohlspiegelzellen seien genannt: *Tillandsia aloifolia* Hook., *Tillandsia goyacensis* Mez, *Tillandsia myosura* Griseb., *Tillandsia Palmana* Mez, *Tillandsia violacea* Bak., *Tillandsia robusta* Griseb., *Chevallieria sphaerocephala* Gaudich., *Vriesea sceptrum* Mez u. a. Der Querschnitt der Epi-



Figur No. 2.
Tillandsia Goyacensis Mez.

Figur No. 3.
Tillandsia violacea Bak.
Hohlspiegelartige Epidermiszellen der Blattoberseite.

dermis eines solchen Blattes (Fig. No. 2, 3) zeigt, daß sämtliche Epidermiszellen mehr oder weniger vollständig im Querschnitt Hohlspiegelgestalt

[9]) Vgl. Hager-Mez, Das Mikroskop und seine Anwendung. 9 ed. (1904) p. 41.
[10]) Tietze, l. c. p. 43 ff.

aufweisen, so daß hier ähnliche Verhältnisse der Lichtreflexion vorliegen, wie dies bei den von Noll[11]) beschriebenen Beispielen des Protonemas von *Schistostega osmundacea* Schimp. der Fall ist, wo die hohlspiegelartigen Zellen das einfallende Licht in smaragdgrünem Glanze reflektieren. Nur hat die Einrichtung bei den glänzenden Bromeliaceenblättern einerseits, bei *Schistostega osmundacea* Schimp., dem Leuchtmoos, andererseits, durchaus verschiedene Wirkung, denn die Hohlspiegelflächen der Epidermiszellen der gesamten höheren Pflanzen werfen einen Teil des Lichtes heraus und beschützen das darunterliegende Chlorophyllgewebe vor Lichtüberfluß, während bei *Schistostega osmundacea* Schimp., das nur in engen Felshöhlen wächst, das Licht auf die in den Brennpunkten der Hohlspiegel liegenden Chlorophyllkörner konzentriert wird[12]).

Aus meiner in Tabelle 1 § 21 gegebenen vierten Spalte, die nun hier zur Besprechung heranzuziehen ist, ergibt sich, daß die Wirkung der schuppenlosen stark glänzenden Oberfläche beinahe ebenso groß ist, wie diejenige des trockenen Schuppenbelages der Unterseite; die Temperatur steigt nämlich bei der Unterseite mit trockenen Schuppen nur auf 20,0 Teilstriche, bei der glänzenden Oberseite ohne Schuppen auf 21,0 Teilstriche, während die Blattunterseite ohne Schuppen die Größe von 22,5, die Blattunterseite mit benetzten Schuppen diejenige von 23,0 Skalenteilen ergab. Vergleicht man bloß die Daten miteinander, die sich auf den schuppenlosen Zustand der Blattseite beziehen, so werden durch die Hohlspiegelsysteme auf der Oberseite der Blätter 6,7 % der einfallenden Strahlen herausgeworfen, die die Unterseite, die eine ähnliche Hohlspiegelbildung nicht so ausgesprochen darbietet, passieren.

Ganz besonders sei nochmals hervorgehoben, daß es sich bei diesen Versuchen um senkrecht auffallendes Licht handelt, und daß die Prozentzahl 6,7 unter allen Umständen eine Minimalzahl ist, weil auch auf der Unterseite eine, wenn auch geringere, Lichtzerstreuung selbstverständlich stattfindet.

Die Blätter der genannten Bromeliaceen sind rinnenförmig gebogen. Demnach wird während der hellsten Zeit des Tages eigentlich nur die Mitte des Blattes von den senkrechten Strahlen getroffen; alle diejenigen Partieen dagegen, welche mehr seitlich stehen, werden auch mehr oder weniger schief getroffen werden und sind dadurch schon von selbst im Lichtschutz. Mit dieser Überlegung stimmt überein, daß die Zellen, die wie konkave Hohlspiegel wirken, in der Mitte der Blattoberseite weitaus am besten ausgebildet sind und nach den Blatträndern zu ihre typische Gestalt allmählich verlieren. Eine besondere Wirksamkeit dieser Hohlspiegeleinrichtung der inneren Zellwände kann nur unter besonderen Umständen vorhanden sein. Die Reflexion bezieht sich nur auf diejenigen Strahlen, welche auf die ge-

---

[11]) Noll, Über das Leuchten der *Schistostega osmundacea* Schimp. Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg 1888 Bd. 3 p. 477—488.

[12]) ibid. Abbild. p. 480, 481; vgl. auch Pfeffer, l. l. c. p. 345.

krümmten Wände der Zellinnenfläche fallen, dagegen nicht auf die nach außen flachen Trennungswände dieser Zellen. Diese werden von allen senkrecht einfallenden Strahlen jedenfalls durchsetzt werden. Je größer also die von den Trennungswänden der Epidermiszellen eingenommenen Flächen sind, um so geringer muß die Wirksamkeit der Hohlspiegelsysteme ausfallen. Bei den bezeichneten Bromeliaceen findet sich nun die Einrichtung, welche bei der größten Menge der Monokotylen vorhanden ist, daß die Epidermiszellen in der Richtung der Längserstreckung der Blätter außerordentlich langgestreckt sind. Es fällt deshalb eine bedeutende Größe der Minderung der Reflexionswirkung, welche bei isodiametrischen Epidermiswänden durch die in der Querrichtung gestellten Wände verursacht werden, bei den genannten Monokotylen von selbst weg.

Ich habe keinen genügenden Überblick über die Verbreitung dieser Einrichtung im Pflanzenreich, doch möchte ich aus den hier dargelegten Erwägungen folgern, daß wahrscheinlich bei den Monokotylen glänzende Blätter, welche ihre Lichtreflexion hohlspiegelförmig gekrümmten Zellinnenflächen verdanken, noch weiter verbreitet sind. Ganz besonders dürften sie in der Familie der Palmen gefunden werden.

Bei den Blättern mit spiegelnder resp. mehr oder weniger glänzender Oberfläche und geschichteter Außenhaut habe ich bei meinen Untersuchungen die im folgenden (Tabelle No. 10 bis Tabelle No. 20) dargestellten Resultate erhalten, wobei die Versuche sämtlich unter einem Lichteinfall von 45° auf das Untersuchungsobjekt angestellt worden sind.

Tabelle No. 10.

Name der Pflanze: *Cinnamomum Tamala* T.

ältere, glänzende Blätter.

	Blattoberseite		Blattunterseite	
Zeit der Belichtung No.	1/2 Min. Skalenteile	1 Min. Skalenteile	1/2 Min. Skalenteile	1 Min. Skalenteile
1	22,5	53,0	24,5	57,5
2	22,0	53,5	24,5	57,0
3	24,5	55,0	26,0	59,5
4	24,0	55,0	26,5	59,0
5	23,0	54,5	25,0	58,5
6	23,5	54,0	25,5	58,0
7	21,5	52,0	23,0	56,5
8	22,0	52,5	23,5	56,5
9	23,0	55,0	25,5	58,5
10	24,0	55,5	26,0	59,0
Gesamt-Mittel:	23,0	54,0	25,0	58,0
Prozent:	8,0 %	6,9 %	—	—

Tabelle No. 11.

Prunus Laurocerasus L.
glänzende Blätter.

Tabelle No. 12.

Encephalartos Hildebrandti A. Br.
stark glänzende, lederartige Blätter.

Zeit der Belichtung:	Tab. 11: 2 Min.	Tab. 11: 3 Min.	Tab. 12: 1/2 Min.	Tab. 12: 1 Min.	Tab. 12: 4 Min.
	I. Blattoberseite		I. Blattoberseite		
1	70,5	104,0	11,0	34,5	177,0
2	70,0	104,5	11,0	34,0	176,5
3	68,5	102,5	11,5	34,0	176,0
4	68,5	102,0	10,5	35,0	177,0
5	69,0	103,0	9,0	32,5	174,0
6	68,5	102,5	9,5	33,0	175,0
7	71,5	106,0	10,0	35,0	177,0
8	72,0	106,0	11,5	36,0	177,5
9	70,5	104,5	10,0	33,5	175,5
10	71,0	104,5	9,5	32,5	174,5
Gesamt-Mittel:	70,0	104,0	10,5	34,0	176,0
	II. Blattunterseite		II. Blattunterseite		
1	78,0	115,0	12,0	37,5	189,5
2	77,5	114,5	12,5	38,0	189,0
3	75,0	113,0	13,0	37,0	189,0
4	75,5	113,0	12,0	37,5	190,0
5	75,5	113,0	10,5	35,5	188,0
6	76,5	113,5	11,0	36,0	187,5
7	79,0	116,5	13,0	38,0	190,0
8	78,5	116,0	14,0	38,5	191,0
9	77,0	114,5	11,0	35,5	188,0
10	77,5	115,5	11,0	36,5	188,0
Gesamt-Mittel:	77,0	114,5	12,0	37,0	189,0
Prozent:	9,1 %	9,2 %	12,5 %	8,1 %	6,9 %

Tabelle No. 13.

Name der Pflanze: *Ficus bengalensis* L.
lederartiges, glänzendes Blatt.

Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
			I. Blattoberseite.		
1	12,5	39,0	91,5	131,0	157,5
2	12,0	39,5	91,5	131,5	157,5
3	14,0	41,5	94,0	133,5	159,0
4	15,0	42,0	93,5	134,0	160,0
5	13,5	40,0	92,0	132,0	157,5
6	13,0	40,5	92,5	132,5	158,5
7	14,5	41,0	93,5	133,0	159,0
8	14,5	41,5	93,0	133,5	159,5
9	15,0	42,5	94,0	134,0	160,5
10	16,0	42,5	94,5	135,0	161,0
Gesamt-Mittel:	14,0	41,0	93,0	133,0	159,0

II. Blattunterseite.					
Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	14,5	43,5	98,0	139,0	167,0
2	15,0	43,0	97,5	139,5	167,5
3	16,0	45,5	99,5	141,0	169,5
4	16,5	46,0	99,0	142,0	170,5
5	14,5	44,0	98,0	140,5	168,0
6	15,5	44,5	98,0	140,0	168,5
7	16,0	45,0	99,0	141,5	169,0
8	17,0	45,5	99,5	141,5	169,5
9	17,0	46,0	100,5	142,0	170,0
10	18,0	47,0	100,5	143,0	171,0
Gesamt-Mittel:	16,0	45,0	99,0	141,0	169,0
Prozent:	12,5 %	8,9 %	6,1 %	5,7 %	5,9 %

Tabelle No. 14.

Mimusops Elengi L.

	I. Blattoberseite.		II. Blattunterseite.	
Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	1/2 Min.	1 Min.
1	12,0	37,0	14,5	39,0
2	11,5	37,0	14,0	38,5
3	13,5	38,5	16,0	40,5
4	12,5	36,5	14,0	39,0
5	13,5	37,5	15,0	39,0
6	14,0	38,0	15,5	40,0
7	14,5	39,0	16,0	41,0
8	13,5	38,0	16,5	40,5
9	15,5	39,5	17,0	41,5
10	14,5	39,0	16,5	41,0
Gesamt-Mittel:	13,5	38,0	15,5	40,0
Prozent:	12,9 %	5,0 %	—	—

Tabelle No. 15.

Landolphia florida Benth.

I. Blattoberseite.				
Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	28,5	111,0	144,0	172,5
2	28,0	111,5	145,0	172,0
3	27,5	110,5	143,0	171,5
4	27,0	110,0	144,0	171,0
5	28,0	110,5	143,0	170,5
6	26,5	109,5	142,5	171,5
7	26,0	109,0	142,0	170,5
8	25,5	108,5	141,5	169,5
9	27,0	110,0	142,0	170,5
10	26,0	109,5	143,0	170,5
Gesamt-Mittel:	27,0	110,0	143,0	171,0

Zeit der Belichtung:	II. Blattunterseite. ½ Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	33,0	130,0	172,0	198,0
2	34,0	130,0	171,0	198,5
3	32,0	129,5	170,5	197,0
4	33,0	130,5	170,5	197,5
5	32,0	128,5	170,0	198,0
6	31,5	129,0	169,5	196,5
7	30,5	127,5	168,5	195,5
8	31,0	128,0	169,5	196,0
9	31,0	129,0	169,5	197,0
10	32,0	128,0	169,0	196,0
Gesamt-Mittel:	32,0	129,0	170,0	197,0
Prozent:	15,6 %	14,7 %	15,9 %	13,0 %

Tabelle No. 16.

Ilex Aquifolium L.

Zeit der Belichtung:	I. Blattoberseite 1 Min.	2 Min.	3 Min.	II. Blattunterseite 1 Min.	2 Min.	3 Min.
1	31,5	63,5	88,5	38,5	77,5	105,0
2	31,5	63,0	89,0	38,0	78,0	105,5
3	33,5	66,0	90,0	40,0	79,0	107,5
4	34,0	66,5	91,0	39,5	80,0	109,0
5	32,5	64,0	89,5	38,0	78,0	106,0
6	32,0	64,5	88,5	38,5	78,0	106,5
7	34,5	66,0	92,0	40,5	80,5	108,0
8	34,0	66,0	91,0	41,5	80,0	108,0
9	33,0	65,5	90,0	40,5	79,5	107,0
10	33,5	65,0	90,5	40,0	79,5	107,5
Gesamt-Mittel:	33,0	65,0	90,0	39,5	79,0	107,0
Prozent:	16,5 %	17,7 %	15,9 %	—	—	—

Tabelle No. 17.

Aglaonema costatum N. E. Br.

grün und weiß gefleckte, glänzende Blätter. Die Thermonadel befand sich unter einer grünen Stelle des Blattes.

Zeit der Belichtung:	I. Blattoberseite. ½ Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	11,5	37,0	90,5	131,0	158,5
2	11,0	37,5	90,5	130,5	158,0
3	14,0	39,5	93,0	132,5	161,0
4	13,0	40,0	92,5	132,5	160,0
5	12,5	38,0	91,5	131,0	159,5
6	12,0	38,5	91,0	131,5	159,0
7	13,5	39,0	92,0	132,0	160,5
8	13,0	39,5	92,5	132,5	160,5
9	14,5	40,5	93,0	133,5	161,0
10	15,0	40,5	93,5	133,0	162,0
Gesamt-Mittel:	13,0	39,0	92,0	132,0	160,0

II. Blattunterseite.

Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	14,0	44,0	98,5	141,5	169,0
2	14,5	43,0	99,0	141,0	168,5
3	17,0	45,5	100,0	143,5	170,5
4	16,5	46,0	100,5	143,0	170,0
5	15,0	44,5	98,5	142,5	169,5
6	15,5	44,0	99,5	142,0	169,5
7	16,0	45,0	100,0	143,5	170,0
8	16,5	45,5	101,0	144,0	170,5
9	17,0	46,0	101,5	144,0	171,0
10	18,0	46,5	101,5	145,0	171,5
Gesamt Mittel:	16,0	45,0	100,0	143,0	170,0
Prozent:	18,8 %	13,3 %	8,0 %	7,7 %	5,9 %

Tabelle No. 18.

Ficus subpanduriformis Miq.

I. Blattoberseite.

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	45,5	107,5	145,0	170,0
2	45,0	107,5	145,5	169,0
3	47,0	109,0	147,0	171,0
4	47,0	108,5	146,5	170,5
5	45,0	107,5	145,5	169,5
6	45,5	107,0	145,0	169,0
7	44,5	106,0	144,5	167,5
8	44,0	105,5	144,5	168,0
9	43,0	105,0	143,0	167,5
10	43,5	106,0	143,5	167,5
Gesamt-Mittel:	45,0	107,0	145,0	169,0

II. Blattunterseite.

1	59,0	121,5	161,0	185,5
2	58,5	121,0	160,0	185,5
3	59,5	122,5	162,0	187,0
4	60,0	123,0	161,5	186,5
5	58,5	121,0	160,5	185,0
6	58,0	121,5	160,5	185,5
7	57,0	120,5	159,0	184,0
8	56,5	120,0	158,5	183,5
9	56,0	119,0	158,0	183,5
10	57,0	120,0	159,0	184,0
Gesamt-Mittel:	58,0	121,0	160,0	185,0
Prozent:	22,4 %	11,6 %	9,4 %	8,6 %

Tabelle No. 19.

Anthurium nitidum Benth.

Zeit der Belichtung:	½ Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.
		I. Blattoberseite.		
1	6,0	22,5	64,5	106,0
2	7,0	22,5	65,0	107,0
3	5,5	22,0	64,5	105,5
4	6,0	21,5	65,5	106,0
5	6,5	22,5	66,0	106,5
6	8,0	23,5	67,0	107,0
7	7,5	23,0	66,5	108,0
8	7,0	23,5	66,0	107,0
9	8,0	24,0	67,5	109,0
10	8,5	25,0	67,5	108,0
Gesamt-Mittel:	7,0	23,0	66,0	107,0
		II. Blattunterseite.		
1	9,5	30,0	73,0	113,0
2	10,0	31,0	73,5	112,5
3	8,5	29,5	72,5	111,0
4	8,5	30,0	73,5	112,0
5	9,5	30,5	74,5	114,0
6	10,5	31,0	75,0	113,5
7	11,0	32,0	74,0	113,0
8	10,0	31,0	73,5	112,5
9	11,5	33,0	75,5	115,5
10	11,0	32,0	75,0	114,0
Gesamt-Mittel:	10,0	31,0	74,0	113,0
Prozent:	30,0 %	25,8 %	10,8 %	5,3 %

Tabelle No. 20.

Ficus elastica Roxb. Hort. Beng.

	I. Blattoberseite.		II. Blattunterseite.	
Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	1 Min.	2 Min.
1	5,0	8,5	7,5	11,0
2	5,5	8,5	7,0	11,5
3	4,0	7,5	5,5	10,0
4	3,5	7,0	5,0	10,0
5	5,0	9,0	6,5	11,0
6	5,5	9,5	7,0	11,5
7	4,5	8,0	6,0	10,5
8	4,5	7,5	5,5	10,0
9	4,0	8,0	6,0	10,0
10	3,5	7,0	5,0	9,5
Gesamt-Mittel:	4,5	8,0	6,0	10,5
Prozent:	25,4 %	23,1 %	—	—

Aus zwölf meiner Tabellen (No. 9 bis No. 20) geht hervor, daß tatsächlich unter Umständen die Lichtreflexion an glänzenden Blättern außerordentlich bedeutende Resultate haben kann. Sie schwankt nach den Untersuchungsergebnissen zwischen 7% und 30% der gesamten Strahlenmenge und ist jedenfalls bedeutend genug, um einen großen Einfluß auf die Vegetation zu erreichen und auch weiter noch die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich zu lenken. Es ist bemerkenswert, daß ein Gewächs unserer heimischen Flora, nämlich *Ilex Aquifolium* L. mit zu denjenigen Objekten gehört, welche den höchsten Ausschlag ergeben haben. Allerdings wird diese Spezies durch *Ficus elastica* noch bei weitem überboten. Ich zweifle nicht daran, daß bei ferneren Forschungen in den Tropen Objekte noch aufgefunden werden, bei welchen die Größe der Lichtreflexion an der Oberseite der Blätter noch viel bedeutender ist, als sie bei *Ficus elastica* gefunden wurde.

Ganz besonders sei darauf aufmerksam gemacht, daß meine Zahlen keine absoluten Reflexionsgrößen ergeben, sondern nur Vergleichszahlen zwischen den stark reflektierenden Oberseiten und den weniger reflektierenden Unterseiten der Blätter sind[13]. Unter allen Umständen reflektiert resp. zerstreut auch die Blattunterseite stets ein gewisses Quantum der empfangenen Strahlen, und die absoluten Zahlen, die für die Unschädlichmachung des auffallenden Lichtes durch die glänzende Oberseite gewonnen werden könnten, würden wesentlich höher sein, als die im Vorstehenden gegebenen Verhältniszahlen.

§ 24.

Die Reflexion des Lichtes durch Wasserüberzüge an den Blättern.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen bin ich auch auf die große lichtreflektierende Wirksamkeit von feinen Wasserüberzügen auf den Blättern aufmerksam geworden. Es lag nahe, für die Wirkung der spiegelnden Blattoberfläche weitere natürliche Analoga zu suchen, und ich wurde bei nassem Herbstwetter auf den spiegelnden Glanz der Blätter von *Lonicera tatarica* L. aufmerksam. Diese Spezies ist eine derjenigen, welche ein typisches glanzloses Schattenlaub besitzt. Im benetzten Zustand dagegen bieten die Blätter von *Lonicera tatarica* L. wegen einer sie vollkommen überziehenden Wasserschicht außerordentlich häufig den Anschein exquisiter Lichtblätter.

---

[13]) l. c. § 20.

[1]) Frank, A. B., Krankheiten der Pflanzen. II. Aufl., 1895 Bd. I. p. 175.
v. Thümen, F., Über den Sonnenbrand der Rebenblätter. Die Weinlaube. 18. Jahrg. 1886 p. 409, 410.

Ich habe *Lonicera tatarica* L. bezüglich ihrer Reflexionsverhältnisse nicht untersucht, weil mir die Blätter zu dünn waren und bei meiner damaligen noch nicht genügenden Erfahrung zu große technische Schwierigkeiten boten. An ihrer Stelle habe ich eine ganze Anzahl dicker Schattenblätter untersucht und bestätigt gefunden, daß tatsächlich feine Wasserüberzüge viel stärker lichtreflektierend wirken, als man annehmen möchte.

Über die Wirkung der Lichtstrahlen auf benetzte Blattoberflächen sind überhaupt recht heterogene Ansichten laut geworden. Das Sonnenlicht sollte durch einen Wassertropfen analog wie durch ein Brennglas konzentriert werden und so eine lokale Tötung des Pflanzengewebes bewirken[1]. Demgegenüber wurde dann durch Experimente nachgewiesen, daß durch Wassertropfen auf der Blattfläche mit Hilfe starker Insolation und längerer Zeit verhinderter Verdunstung sowie durch Wasser von einer Temperatur bis über 60° C., womit die Pflanzen besprengt waren, keine Brennflecken auf den Blättern hervorgerufen werden konnten. Auch zeigten sich die Flecke hauptsächlich auf stark gebauten, dicken lederartigen Blättern, seltener auf dünnen und behaarten Blättern. Jönsson neigt daher zu der Annahme, daß wahrscheinlich Blasen in den Glasscheiben des Gewächshauses die Ursache der sogenannten Brennflecken sind[2].

Durch anatomische Untersuchungen hat sich ferner ergeben, daß Blätter nur dann unbenetzbar sind, wenn eine Wachsschicht resp. Luftschicht vorhanden ist; die Wölbung der Außenwände der Epidermiszellen allein ist dagegen nicht maßgebend[3].

Daß die Blätter der den feuchtwarmen Tropengebieten angehörigen Gewächse gewöhnlich durch vollständige Benetzbarkeit der Oberseiten ausgezeichnet sind, ist zuerst von Stahl[4] gebührend hervorgehoben worden. Unbenetzbarkeit ist nach Stahl bei den westjavanischen Gewächsen ein seltener Ausnahmefall[5], denn der Nutzen der Benetzbarkeit der Blattoberseite sei vor allem die schnelle Ableitung und dadurch bedingte Entlastung des Blattes vom Wasser, die Reinigung der Blattoberseite, die dadurch einigermaßen eingeschränkte Epiphyllie und endlich die rasche Trockenlegung der Spreite zur Förderung der Transpiration[6]. Im Einklang mit den Stahlschen Ansichten steht Wiesner[7], der hervorhebt, daß Benetzbarkeit eine nie fehlende Eigenschaft des ombrophilen Blattes sei; das ombrophobe Blatt verträgt eine solche Wasseraufnahme nicht, und wenn es nicht den Schutz der Unbenetzbarkeit erworben hat, so geht es unter der

---

²) Bengt Jönsson, Om brännfläckar på växtblad. Botaniska Notiser. För år 1891. Lund 1891 p. 1—16, 49—62.

³) Knothe, Erich, Vergleichende Anatomie der unbenetzbaren Blätter. Inaug. Diss. Heidelberg 1902 p. 27 ff., 46.

⁴) Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie. Extrait des Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg, Vol. XI. 1893 p. 100.

⁵) ibid. p. 117. ⁶) ibid. p. 120 ff.

⁷) Wiesner, Pflanzenphysiol. Mitt. aus Buit. III. l. c. p. 185—187.

Einwirkung des Regens um so rascher zu Grunde. Eine große Zahl von Pflanzen sind, besonders nach direkter Bestrahlung durch die Sonne, nur unvollkommen benetzbar, werden es aber wieder, wenn Regen fällt, oder wenn die Blätter unter Wasser getaucht werden. Bemerkenswert ist auch, daß die im ausgebildeten Zustande völlig benetzbaren Blätter im Jugendzustande garnicht oder wenig benetzbar sind[8]).

Obgleich ich nur mit einer beschränkten Zahl von Blättern experimentierte, habe ich den Eindruck, daß die leicht benetzbaren Blätter dem Typus der Schattenblätter angehören, und daß die Eigenschaft großer Benetzbarkeit besonders unter den Schattenblättern weit verbreitet ist. Dies stimmt auch gut zu der Tatsache, daß bei Lichtblättern im allgemeinen eine sehr viel stärkere Ausbildung der Cuticula als bei den Schattenblättern vorhanden ist, und mit der Beobachtung, daß mangelnde Cuticularisation die Benetzung beträchtlich fördert, sehr starke Ausbildung der Cuticula, besonders, wenn aus ihr Wachs ausgeschieden ist, die Benetzbarkeit mindert oder vollständig aufhebt.

Ich komme nochmals auf die Tabelle No. 8, das Schattenblatt von *Hedera Helix* L. betreffend, zurück. Dasselbe für die Versuche der Tabelle No. 8 verwendete Blatt habe ich auch für die in Tabelle No. 21 dargestellten Untersuchungen verwendet, welche in der Weise angestellt wurden, daß mit einem feinen Pinsel Wasser aufgetragen und soviel wie möglich gleichmäßig verteilt wurde, so daß ein dünner Wasserüberzug auf dem Blatt haften blieb; dann wurde das Blattstück im dampfgesättigten Raum ebenso wie bei den entsprechenden Versuchen vorher unter einer Neigung von 45^0 den einfallenden Lichtstrahlen ausgesetzt.

Tabelle No. 21.

Hedera Helix L. Schattenblatt.

I. Blattoberseite trocken.					
Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	14,5	37,0	86,5	126,5	160,0
2	14,5	37,5	86,0	126,5	161,0
3	15,0	38,0	87,5	127,5	161,0
4	15,5	38,5	87,0	127,0	161,5
5	14,5	37,0	86,5	126,0	160,5
6	14,0	37,5	86,0	126,5	160,0
7	13,5	36,5	85,5	125,5	159,5
8	13,0	36,0	85,5	125,0	159,0
9	12,5	36,0	84,5	125,0	159,0
10	13,0	36,0	85,0	124,5	158,5
Gesamt-Mittel:	14,0	37,0	86,0	126,0	160,0

[8]) ibid. p. 188.

Zeit der Belichtung:	½ Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
	II. Blattoberseite benetzt.				
1	11,5	30,5	75,5	114,5	147,0
2	12,0	31,5	76,5	116,0	148,0
3	13,0	32,5	77,0	115,0	146,5
4	12,5	31,5	76,0	114,0	146,0
5	11,5	30,5	75,5	113,5	146,5
6	12,0	31,0	76,5	114,5	146,0
7	10,5	30,0	74,5	113,0	145,0
8	11,0	31,5	75,0	114,0	145,5
9	10,0	29,5	73,5	112,0	144,0
10	11,0	31,5	75,5	113,5	145,5
Gesamt-Mittel:	11,5	31,0	75,5	114,0	146,0
Prozent:	17,9 %	16,2 %	12,2 %	9,5 %	8,8 %

Die Ergebnisse der Tabelle No. 21 sind auffallend verschieden von denjenigen der Tabelle No. 8, die das gleiche Blatt betreffen und zeigen, daß tatsächlich die Reflexion an dem das Blatt überziehenden Wasserhäutchen Größen erreicht, die von vielen mit glänzender Oberfläche von der Natur versehenen Lichtblättern nicht geliefert wurden. Um zu zeigen, daß diese Eigenschaft der Lichtreflexion an vollkommen benetzten Blättern nicht auf *Hedera Helix* L. beschränkt ist, sondern in den verschiedensten Pflanzenfamilien in vollkommen gleichmäßiger Weise auftritt, also eine weitgehende Bedeutung besitzt, füge ich im folgenden meine Tabellen No. 22, 23, 24 ein.

Tabelle No. 22.

Laurus nobilis L.

Zeit der Belichtung: No.	½ Min. Skalenteile	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile
	I. Blattoberseite trocken.				
1	14,0	34,5	75,0	108,5	137,0
2	13,5	34,0	74,0	109,0	137,5
3	11,5	31,0	73,0	106,5	134,5
4	11,5	31,5	72,5	106,5	134,0
5	13,5	33,0	74,0	108,5	136,0
6	13,0	33,5	74,5	109,0	136,5
7	14,0	34,0	75,0	108,5	136,5
8	14,5	34,0	76,0	109,5	137,5
9	12,0	32,5	72,5	107,0	135,0
10	12,5	32,0	73,5	108,0	135,5
Gesamt-Mittel:	13,0	33,0	74,0	108,0	136,0

Zeit der Relichtung No.	1/2 Min. Skalenteile	1 Min. Skalenteile	2 Min. Skalenteile	3 Min. Skalenteile	4 Min. Skalenteile
	II. Blattunterseite.				
1	14,0	33,5	75,5	109,5	136,5
2	13,0	33,5	74,5	109,0	137,5
3	11,5	31,5	73,5	106,0	135,5
4	12,0	32,0	73,0	106,5	135,5
5	13,5	33,5	74,5	108,0	136,5
6	13,5	33,0	75,0	108,5	137,5
7	14,0	34,0	75,5	109,0	137,0
8	14,5	34,5	76,5	109,0	138,0
9	12,5	32,5	74,0	107,5	135,5
10	11,5	32,0	73,0	107,0	135,0
Gesamt-Mittel:	13,0	33,0	74,5	108,0	136,5
	III. Blattoberseite benetzt.				
1	13,5	32,0	69,5	100,0	127,0
2	12,0	30,5	68,5	99,0	126,5
3	10,5	28,5	66,0	97,5	124,0
4	11,5	29,5	66,5	98,0	124,5
5	13,0	30,0	68,0	99,0	126,0
6	12,0	31,0	68,5	99,5	127,0
7	13,5	31,0	70,0	100,5	127,5
8	12,5	30,5	69,0	100,0	127,0
9	11,0	29,0	67,5	98,5	125,0
10	10,5	28,0	66,5	98,0	125,5
Gesamt-Mittel:	12,0	30,0	68,0	99,0	126,0
Diff v I/III in Prozent:	7,7 %	9,1 %	8,1 %	8,3 %	7,4 %

Tabelle No. 23.

Rhododendron ponticum L., ältere Blätter.

Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
	I. Blattoberseite trocken,				
1	11,5	32,0	78,5	118,0	153,5
2	12,0	32,5	78,0	119,0	154,0
3	12,5	33,0	78,0	119,5	153,5
4	13,0	34,0	80,0	120,0	155,5
5	14,0	34,5	79,5	120,5	155,0
6	13,5	34,0	79,0	119,0	154,5
7	14,5	35,0	80,5	121,0	156,0
8	14,5	34,0	80,0	120,0	155,5
9	15,0	36,0	81,0	122,0	156,5
10	14,5	35,0	80,5	121,0	156,0
Gesamt-Mittel:	13,5	34,0	79,5	120,0	155,0

II. Blattunterseite.

Zeit der Belichtung:	½ Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	12,0	33,0	78,0	118,5	154,5
2	13,0	32,5	78,0	119,5	154,0
3	14,0	33,5	79,0	120,0	156,0
4	13,0	32,0	78,5	119,0	154,0
5	14,5	35,0	80,0	121,5	155,5
6	14,0	34,0	79,5	120,5	155,0
7	15,0	35,0	80,5	121,5	156,0
8	14,0	34,5	79,5	121,0	156,5
9	15,5	36,0	81,5	122,0	157,0
10	15,0	34,5	80,5	121,5	156,5
Gesamt-Mittel:	14,0	34,0	79,5	120,5	155,5

III. Blattoberseite benetzt.

Zeit der Belichtung:	½ Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	10,0	30,0	73,5	113,0	145,5
2	10,5	29,5	74,0	113,5	146,5
3	12,0	31,5	75,5	114,0	145,5
4	11,0	30,5	73,5	112,0	146,0
5	13,0	32,0	74,5	114,0	147,5
6	12,0	31,5	75,5	114,5	148,0
7	13,5	32,5	76,0	115,0	148,0
8	12,0	31,0	75,0	114,5	147,5
9	13,5	33,5	76,0	115,5	148,5
10	12,5	33,0	76,5	114,0	147,0
Gesamt-Mittel:	12,0	31,5	75,0	114,0	147,0
Diff. v. I/III in Prozent:	11,1 %	7,4 %	5,7 %	5,0 %	5,2 %

Tabelle No. 24.

Ruscus Hypoglossum L.

I. Morphologische Oberseite, trocken.

Zeit der Belichtung:	½ Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
1	13,5	35,0	83,0	124,0	159,0
2	13,0	35,5	82,0	123,5	158,5
3	14,0	36,0	82,5	123,5	159,5
4	12,5	35,0	81,5	122,0	158,0
5	12,0	34,0	81,0	122,5	157,0
6	11,5	33,0	80,5	121,0	157,5
7	13,0	34,5	82,0	122,5	158,5
8	12,0	34,5	81,0	122,0	157,5
9	14,5	36,0	83,0	125,0	160,0
10	14,0	36,5	83,5	124,0	159,5
Gesamt-Mittel:	13,0	35,0	82,0	123,0	158,5

Zeit der Belichtung:	1/2 Min.	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
II. Morphologische Unterseite.					
1	14,0	36,0	82,5	123,5	159,5
2	13,5	35,0	82,0	123,5	159,0
3	13,0	36,0	83,0	124,0	159,0
4	12,5	34,0	81,5	122,5	157,5
5	11,5	33,5	80,0	121,0	156,5
6	12,0	34,0	81,0	122,0	158,0
7	13,0	35,0	82,0	123,0	158,0
8	12,0	34,0	81,5	122,0	157,5
9	15,0	36,5	84,0	124,5	160,0
10	13,5	36,0	82,5	124,0	160,0
Gesamt-Mittel:	13,0	35,0	82,0	123,0	158,5
III. Morphologische Oberseite, benetzt.					
1	10,5	29,0	73,0	113,0	149,0
2	11,0	28,0	72,0	112,5	148,5
3	12,0	29,5	73,0	113,5	149,0
4	10,0	28,5	71,5	112,0	147,5
5	9,5	27,5	71,0	111,5	146,5
6	8,5	27,0	70,0	111,0	146,0
7	10,5	28,5	71,5	112,0	148,0
8	9,5	27,5	71,0	112,0	147,0
9	12,5	30,0	74,0	114,0	150,0
10	11,0	29,5	73,0	113,0	148,5
Gesamt-Mittel:	10,5	28,5	72,0	112,5	148,0
Diff. v. I/III in Prozent:	19,2 %	18,6 %	12,2 %	8,5 %	6,6 %

Die Tabellen No. 22, 23, 24 betreffen die mir gerade zur Hand gewesenen Schattenformen der Blätter von *Laurus nobilis* L., *Rhododendron ponticum* L. und der Cladodien von *Ruscus Hypoglossum* L.

Ich habe in diesen Tabellen zunächst dargestellt, daß es sich bei den Blättern dieser Pflanzen, wenigstens bei den Schattenblättern — denn sowohl *Laurus nobilis* L. wie *Rhododendron ponticum* L. bilden an den dem Licht stark ausgesetzten Stellen häufig auch oberseits glänzende Blätter aus — zunächst um vollkommene Gleichheit der Reflexionsverhältnisse auf Blattoberseite und Blattunterseite handelt; im benetzten Zustand dagegen, d. h. in dem Augenblick, wo ein feiner Wasserbelag die Blattfläche überzieht, nehmen die Blätter den Charakter extremer Lichtblätter an, reflektieren also bedeutende Mengen der einfallenden Strahlen.

Es ist hier die Stelle, auf die Bedeutung der von Jungner[9]) an den Blättern der Pflanzen des regenreichen Kamerungebirges beobachteten „Stachelspitzen" oder „Träufelspitzen"[10]) für das Leben derjenigen

[9]) Jungner, J. R., Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regenreichen Kamerungebirge. Bot. Zentralbl. 1891, Bd. XLVII. No. 12 p. 353 ff.
[10]) Stahl, E., l. c. p. 100 ff.

Pflanzen zurückzukommen, die mit diesem so außerordentlich auffälligen und charakteristischen Merkmal versehen sind.

Stahl[11]), dem wir die Untersuchung der biologischen Verhältnisse verdanken, die ihren morphologischen Ausdruck in der Träufelspitze der Blätter gefunden haben, hat überzeugend dargetan, daß diese Einrichtung dazu dient, die Blätter möglichst rasch von dem anhängenden Wasser zu befreien. So wurde z. B. ein unversehrtes Blatt von *Coffea arabica* in 15 Minuten vollständig entwässert, während es nach Entfernung der Träufelspitze zwei Stunden brauchte, um zu trocknen[12]). — Die hauptsächlichste Bedeutung dieser Einrichtung wird von Stahl darin gesehen, daß durch die Träufelspitze eine möglichst rasche und vollständige Entlastung des Blattes eintrete, damit kein Zerreißen des Aufbaues der Pflanze erfolge[13]).

Auch Wiesner[14]) hat sich mit vorliegender Frage beschäftigt. In Übereinstimmung mit Stahl weist er darauf hin, daß es vor allem die ombrophile Vegetation der Tropen sei, welche die Träufelspitzen im höchsten Maße ausgebildet besitze, ja daß die Träufelspitze direkt einen typischen Charakter des extrem ombrophilen Laubes darstelle[15]). Auch mit der Stahlschen Erklärung, daß es sich um möglichst rasche Entlastung der Blätter vom Wasser durch die Träufelspitzen handele, ist Wiesner[16]) einverstanden.

Ich zweifle nicht daran, daß diese Erklärung teilweise wenigstens zutrifft, möchte aber doch darauf aufmerksam machen, daß nach der bekannten Wirkung von Gebrauch oder Nichtgebrauch von Organen, um mich der Darwinschen Ausdrucksweise zu bedienen oder nach der Fortentwicklung, welche diese Darwinschen Sätze in der Entwicklungsmechanik erfahren haben, einigermaßen seltsam ist, daß ein Schutz gegen übermäßige Belastung nicht durch Ausbildung der mechanischen Gewebe von Blattstiel und Blatt, sondern durch Entwicklung der Träufelspitzen geschaffen sein soll. Wir kennen viele Anpassungen an mechanische Verhältnisse im Pflanzenreich; sie betreffen aber sämtlich die Ausbildung mechanischer Gewebe. Die Träufelspitzen sind die einzige bisher bekannt gewordene Ausnahme von dieser Regel.

Ich habe versucht, mich in der Litteratur darüber zu unterrichten, ob die Träufelspitzen nicht vielleicht zugleich ein Ausdruck der Organisation des tropischen Schattenblattes seien, habe aber gefunden, daß diese Frage bisher noch nicht aufgeworfen worden ist. Einiges ist den Angaben Stahls[17]) zu entnehmen, der die Träufelspitze als ein charakteristisches Merkmal der

[11]) Stahl, l. c. p. 98 ff. [12]) ibid. p. 108. [13]) ibid. p. 121.
[14]) Wiesner, l. c. p. 185, 186. [15]) ibid. p. 186. [16]) ibid.
Vgl. auch die Abbild. von Blättern mit Träufelspitzen bei Stahl, l. c. Taf. X bis XII, Hansgirg, l. c. p. 112. — Eine außerordentlich lange, 75 mm messende Träufelspitze wies eine 100 mm lange Blattspitze von *Ficus religiosa* auf. (Stahl, l. c. p. 103.)
[17]) Stahl, l. c. p. 100, 129.

regenreichen westjavanischen Flora bezeichnet, wo „nur während weniger Morgenstunden spärlich Sonnenstrahlen auf den Grund des düsteren Urwaldes mit dem vollständig durchnäßten Boden dringen". In Gegenden mit sehr trockenem Klima, auf hohen Berggipfeln und am Meeresstrand, also bei Pflanzen mit xerophilem Charakter, wie überhaupt bei Blättern, die mit Schutzmitteln gegen starke Verdunstung ausgerüstet sind, kommen Träufelspitzen selten vor. Auch in unserem gemäßigten Klima erreichen die Träufelspitzen gerade an sehr feuchten, halbschattigen Standorten ihre größte Ausbildung [18]).

Die mir durch Herrn Prof. Mez in liebenswürdiger Weise vermittelte mündliche Auskunft des genauen Kenners der Flora des brasilianischen Amazonasgebietes und seiner biologischen Anpassungen, des Herrn E. Ule, lautet dahin, daß, soweit seine Erinnerung gehe, typische Träufelspitzen sich entweder nur oder doch vorzüglich bei Gewächsen finden, welche im Urwald hauptsächlich dem Unterholz angehören (Melastomaceen etc.), die also wohl Schattenblätter aufweisen.

Da ich zur Beurteilung dieser Frage keine weiteren Unterlagen habe, so möchte ich hier nur darauf hinweisen, daß nach meinen Untersuchungen die Träufelspitzen recht wohl den Zweck haben könnten, die Blätter vom Wasser schnell zu befreien, nicht um sie zu entlasten, sondern um ihnen eine möglichst intensive Assimilation zu ermöglichen, denn es ist keine Frage, daß ein Wasserüberzug, der, wie meine Untersuchungen beweisen, die Gesamtmenge der auf das Blatt fallenden Strahlen um etwa 10 bis 20 Prozent schwächen kann, gerade Gewächsen zum Schaden gereichen muß, die an sich schon an Orten mit geringer Beleuchtung wachsen.

Ich betone jedoch, daß diese Ausführungen über die Bedeutung der Träufelspitzen für die Pflanzen durchaus hypothetischen Charakter besitzen und durch Untersuchungen an Ort und Stelle auf ihre Stichhaltigkeit erst noch geprüft werden müssen.

Lichtschutz durch nicht-trichomatöse Auflagen auf der Epidermis.

§ 25.

1. Wachsauflagen.

Auch auf den Lichtschutz, den besonders lichtzerstreuende Wachsbedeckungen gewähren, wurde in der Literatur bereits mehrfach hingewiesen, ohne daß jedoch quantitative Untersuchungen, die Aufschluß geben könnten über die Bedeutsamkeit dieses Schutzmittels, bisher vorhanden waren oder zu einem Resultat geführt hätten [1]).

---

[18]) Stahl, l. c. p. 134.

[1]) Vgl. Ursprung, l. c. 62.

Obgleich ich nur eine relativ geringe Anzahl derartiger Gewächse untersuchte, konnte ich doch feststellen, daß tatsächlich Wachsauflagen auf Blättern unter Umständen zu ziemlich bedeutender Lichtzerstreuung führen können. Ich zweifle demnach nicht daran, daß die Angaben der Autoren, die bisher nur allgemein von lichtschützender Wirkung derartiger Auflagen gesprochen haben, wohlbegründet sind.

Eines der merkwürdigsten Gewächse bezüglich seines Lichtgenusses ist ohne Zweifel *Eucalyptus Globulus,* bei dem der Lichtschutz, den die Profilstellung der Folgeform der Blätter der Pflanze gewährt, zu den bekanntesten Schulbeispielen der Lichtschutzeinrichtungen gehört.

Im Gegensatz zu der Blattstellung der Folgeform zeigt bekanntlich die Jugendform dieser Pflanze gegenständige Blätter, die nicht ihre Kanten, sondern ihre Flächen dem Lichteinfall darbieten. Je jünger diese Blätter sind, um so dicker sind sie mit einem bläulich-weißen Wachsreif überzogen, der unter Umständen ganz jungen Blättern ein schneeweißes Aussehen geben kann. Dieser Wachsreif ist mit Hilfe von Äther leicht zu entfernen; ich habe deshalb die Blätter von *Eucalyptus Globulus* Labill. Voy. zur Untersuchung herangezogen.

Tabelle No. 25.

Eucalyptus Globulus Labill. Voy.

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.
	I. Blattoberseite mit Reif.			
1	59,0	132,0	197,5	259,5
2	58,5	131,5	198,0	259,5
3	60,0	133,5	199,5	262,0
4	60,5	134,0	199,0	261,0
5	61,5	134,5	200,5	263,0
6	61,0	133,5	200,5	262,0
7	60,0	133,0	199,5	261,5
8	61,0	134,0	200,0	262,0
9	59,5	132,5	198,0	259,5
10	59,0	131,5	197,5	260,0
Gesamt-Mittel:	60,0	133,0	199,0	261,0
	II. Blattoberseite ohne Reif.			
1	63,0	138,0	207,5	270,5
2	62,0	137,5	206,0	270,0
3	64,0	140,0	208,0	271,5
4	65,0	140,5	208,5	272,0
5	66,0	141,5	210,0	273,5
6	65,0	140,0	209,0	272,5
7	63,5	139,5	208,0	272,0
8	64,5	140,5	208,5	272,5
9	64,0	139,0	207,5	271,0
10	63,0	138,5	207,0	269,5
Gesamt-Mittel:	64,0	139,5	208,0	271,5
Prozent:	6,3 %	4,6 %	4,3 %	3,9 %

Tabelle No. 25 gibt meine Untersuchungsresultate wieder, die sich auf bereits herangewachsene, aber doch noch ihrer ganzen Textur nach innerlich nicht völlig ausgebildete Blätter beziehen.

Ein anderes Beispiel mit stärker bereiften Blättern ist *Cotyledon pulverulenta* Bak. Obgleich durch mehrfache Untersuchungen nachgewiesen wurde, daß derartige Succulenten eine ganz besonders hohe und eine die Norm weit übersteigende Temperaturerhöhung vertragen können[2]), so ist doch auch hier die Bereifung deutlich als Lichtschutzeinrichtung zu erkennen. Blackman und Matthaei[3]) haben außerdem gezeigt, daß bei gewöhnlichen Blättern hohe Temperaturen erreicht werden können, wie sie vorläufig nur für Succulenten bewiesen worden sind; jedenfalls geht bei den dicken succulenten Blättern nicht so viel Wärme hindurch als dies bei

Tabelle No. 26.

Cotyledon pulverulenta Bak.

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.	6 Min.	7 Min.
I. Blatt mit Reif.							
1	10,0	30,0	47,0	63,5	79,5	95,0	108,0
2	9,5	30,5	46,5	63,0	79,0	94,0	106,5
3	9,0	29,0	47,0	63,0	78,0	93,0	106,0
4	9,0	29,5	47,5	64,0	79,0	93,5	106,5
5	10,5	31,5	48,0	64,5	80,0	95,0	108,0
6	11,0	32,0	49,0	65,0	80,5	96,0	109,0
7	11,5	31,5	49,0	65,5	81,0	95,5	109,0
8	12,0	32,5	49,5	66,5	81,5	96,5	110,0
9	11,0	31,0	48,5	64,5	80,0	95,0	108,0
10	11,5	32,5	49,0	65,5	81,5	96,5	109,0
Gesamt-Mittel:	10,5	31,0	48,0	64,5	80,0	95,0	108,0
II. Blatt ohne Reif.							
1	10,5	33,5	52,0	70,5	87,0	103,0	116,5
2	10,0	33,0	51,5	69,0	86,0	101,5	115,0
3	11,0	33,0	51,0	69,5	86,5	102,0	116,0
4	10,0	32,5	51,0	69,0	86,0	101,0	115,5
5	12,0	34,5	53,0	71,5	88,0	103,5	117,0
6	11,5	34,0	52,5	71,0	87,5	103,5	118,0
7	12,5	35,0	53,5	70,5	88,0	104,0	117,0
8	13,0	35,5	54,0	72,0	88,5	104,5	119,0
9	12,5	35,0	53,0	71,5	87,5	103,0	116,5
10	12,0	34,0	53,5	71,0	88,0	104,0	118,5
Gesamt Mittel:	11,5	34,0	52,5	70,5	87,5	103,0	117,0
Prozent:	8,7 %	8,8 %	8,6 %	8,5 %	8,6 %	7,8 %	7,7 %

---

[2]) Pfeffer, l. c. II. p. 295, 848. — Askenasy, Über die Temperatur, welche Pflanzen im Sonnenlicht annehmen. Bot. Ztg. Leipzig 1875 p. 442, Ursprung, l. c. p. 74 u. a.

[3]) Blackman und Miß Matthaei, l. c. p. 411.

dünnen Blättern der Fall ist. Es ist daher begreiflich, daß gerade auch bei succulenten Blättern Schutzeinrichtungen nötig sind, die von vornherein einen gewissen Prozentsatz von Strahlen zurückwerfen, damit auch hier, gerade wie bei dünnen Blättern, nicht übermäßig viel Wärme das Blatt in ungünstiger Weise beeinfluße.

Meine Tabelle No. 26 zeigt, daß über 8% der Strahlen durch diesen Wachsreif zerstreut werden.

Auch bei *Echeveria*-Arten ist es leicht, den Reif, der auf den Bättern liegt, durch Abwischen zu entfernen. Zugleich kommt hier aber noch eine Komplikation für die Untersuchung der Verhältnisse hinzu, die darin besteht, daß nach dem Abwischen des Reifes eine glänzende Epidermis sichtbar wird. Es handelt sich hier also um eine Kombination der von mir im dritten und fünften Kapitel des experimentellen Teils behandelten Eigenschaften; eine Würdigung der bei der Lichtzerstreuung vorhandenen beiden Komponenten ist hier aber deswegen leicht möglich, weil die Haut der Blätter sich auf große Strecken mit Leichtigkeit abziehen läßt, so daß nacheinander der auf liegende Reif wie auch die glänzende Oberseite entfernt werden kann.

Tabelle No. 27.

Echeveria bracteosa. Lindl. u. Paxt. = *Cotyledon Pachyphytum* Bak.

Zeit der Belichtung	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
			I. Blattoberseite mit Reif.		
1	20,5	49,0	79,0	110,5	139,5
2	21,5	50,0	79,5	111,0	140,5
3	20,0	49,0	78,0	109,5	140,0
4	20,5	48,5	78,0	110,0	141,5
5	21,0	49,5	80,0	110,5	141,0
6	22,5	51,0	80,5	111,0	142,0
7	21,5	50,5	79,0	111,5	141,5
8	22,0	50,0	79,5	112,0	143,0
9	22,5	51,0	80,5	112,0	142,5
10	23,0	51,5	81,0	112,0	143,5
Gesamt-Mittel:	21,5	50,0	79,5	111,0	141,5
			II. Blattoberseite ohne Reif.		
1	25,0	58,0	88,5	120,5	151,0
2	25,5	59,0	89,5	121,5	152,0
3	24,5	57,5	89,0	120,0	151,0
4	25,5	58,0	90,5	121,0	152,5
5	26,5	59,0	90,0	120,0	152,0
6	27,0	60,0	91,0	122,0	153,0
7	25,5	59,0	90,5	121,0	152,5
8	26,0	59,5	91,5	123,0	153,5
9	27,0	60,0	92,0	122,5	153,0
10	27,5	60,0	92,5	123,5	154,5
Gesamt-Mittel:	26,0	59,0	90,5	121,5	152,5

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
	III. Blattoberseite ohne Haut.				
1	28,5	62,5	98,5	132,0	166,5
2	29,0	64,0	99,5	132,5	167,0
3	27,0	63,0	98,0	132,0	165,5
4	28,0	64,0	98,5	133,5	166,5
5	28,5	63,5	99,0	133,0	167,0
6	30,0	65,0	100,5	134,5	167,5
7	29,0	64,5	99,5	134,0	167,5
8	30,0	65,5	100,0	134,0	168,5
9	29,5	65,5	100,5	134,5	168,5
10	30,5	66,5	101,0	135,0	169,5
Gesamt-Mittel:	29,0	64,5	99,5	133,5	167,5
Diff. von I/III in %: = Wirkung v. Reif + Haut:	25,9%	22,5%	20,1%	16,9%	15,5%
Diff. von II/III in %: = Wirkung v. Haut:	10,3%	8,5%	9,0%	9,0%	9,0%

Tabelle No. 28.

Echeveria imbricata Deleuil.

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
	I. Blattoberseite mit Reif.				
1	21,5	56,5	95,0	133,0	172,0
2	21,5	57,0	95,5	134,0	173,0
3	22,5	57,5	96,0	134,5	173,5
4	22,0	56,5	95,0	134,0	172,5
5	23,0	58,0	96,5	135,5	174,5
6	23,5	58,5	97,0	136,0	174,5
7	24,5	59,5	98,0	136,5	176,0
8	24,0	59,0	97,5	135,5	174,0
9	23,5	58,5	97,0	135,0	174,5
10	24,0	59,0	97,0	136,0	175,5
Gesamt-Mittel:	23,0	58,0	96,5	135,0	174,0
	II. Blattoberseite ohne Reif.				
1	24,0	61,5	102,0	143,0	183,0
2	24,5	62,5	103,0	143,5	184,0
3	23,5	63,0	103,5	144,0	184,5
4	24,0	63,0	103,0	143,0	183,5
5	25,0	63,5	104,0	144,0	185,0
6	26,0	64,5	104,5	145,0	186,0
7	26,5	64,0	105,0	146,5	186,5
8	26,0	65,0	105,0	145,5	186,0
9	25,0	63,5	104,5	145,0	185,0
10	26,5	65,5	105,5	145,5	186,5
Gesamt-Mittel:	25,0	63,5	104,0	144,5	185,0

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
			III. Blattoberseite ohne Haut.		
1	28,0	70,5	114,5	158,0	200,0
2	29,0	72,0	115,5	158,5	201,5
3	30,0	71,0	115,0	159,0	201,5
4	28,5	70,0	114,5	158,0	200,5
5	30,0	72,0	116,5	159,5	202,5
6	31,0	72,5	117,0	160,0	202,0
7	31,5	74,0	117,5	161,0	204,0
8	30,5	72,5	117,0	160,5	202,5
9	30,0	72,0	116,5	160,0	202,0
10	31,5	73,5	117,0	160,5	203,5
Gesamt-Mittel:	30,0	72,0	116,0	159,5	202,0
Diff. v. I/III in %: = Wirk. v. Reif + Haut:	23,3 %	19,4 %	16,8 %	15,4 %	13,9 %
Diff v. II/III in %: = Wirk. v Haut:	16,7 %	11,8 %	10,3 %	9,4 %	8,4 %

In Tabelle No. 27 habe ich die Untersuchungsresultate von *Echereria bracteosa*, in Tabelle 28 diejenigen von *Echereria imbricata* dargestellt. Es ergibt sich, daß bei dem ersteren Untersuchungsobjekt die Gesamtgröße der Wirkungen beider Reflexionseinrichtungen 25,9 %. bei den letzteren 23,3 % der einfallenden Strahlen beträgt. Davon kommt bei der in Tabelle No. 27 dargestellten Spezies ungefähr die Hälfte der Wirkung auf die hier besonders auffällige Reifbedeckung, während bei *Echereria imbricata* (Tabelle No. 28) die Reifbedeckung nur mit ca. 7 %, die spiegelnde Oberfläche mit etwas über 16 % am Resultat beteiligt sind.

Ein ähnliches Verhältnis der Kombination von Reifbedeckung mit spiegelnder Oberfläche der Epidermis dürfte auch bei *Cacalia repens* L.

Tabelle No. 29.

Cacalia repens. L. = *Senecio succulentus.*

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
			I. Mit Reif.		
1	19,5	54,0	92,5	131,5	171,0
2	19,0	53,5	92,0	131,5	170,5
3	18,0	52,5	90,5	130,0	169,0
4	17,5	52,0	91,0	131,0	168,5
5	18,5	53,0	90,5	130,0	170,0
6	17,5	52,0	89,5	129,5	169,5
7	19,0	53,5	92,0	130,5	170,5
8	20,0	54,5	92,5	132,0	171,5
9	21,0	55,5	93,0	133,0	172,5
10	20,0	54,5	91,5	132,0	172,0
Gesamt-Mittel:	19,0	53,5	91,5	131,0	170,5

II. Ohne Reif.

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
1	23,0	59,5	99,0	138,0	177,0
2	22,5	59,0	98,5	137,5	176,0
3	21,0	58,5	97,0	136,5	175,0
4	20,0	57,5	96,5	135,5	174,0
5	21,5	57,0	97,0	135,5	174,0
6	20,5	56,5	97,0	135,0	173,5
7	23,0	58,5	99,0	138,0	176,5
8	23,5	59,0	98,0	137,0	175,0
9	23,0	60,0	99,5	139,0	177,5
10	22,0	59,5	98,5	138,0	176,5
Gesamt-Mittel:	22,0	58,5	98,0	137,0	175,5
Prozent:	13,6%	8,5%	6,7%	4,4%	2,8%

vorhanden sein, nur ist mir hier, weil sich die Epidermis nicht so gut abziehen läßt, die Verteilung der Wirkung auf die einzelnen Faktoren nicht in gleicher Weise gelungen wie bei *Echeveria*.

Tabelle No. 29 stellt deswegen nur die Reflexionswirkung dar, die von dem Reifbelag allein ausgeübt wird; dieselbe hält sich ungefähr auf der Höhe, wie sie bei den *Echeveria*-Arten uns entgegentritt, und es ist nach Analogie mit diesen anzunehmen, daß die spiegelnde Epidermis den Gesamtbetrag der Strahlenreflexion noch wesentlich erhöht.

§ 26.

2. Rauhe Oberflächen.

In Tabelle No. 30 stelle ich noch die Untersuchungsergebnisse an der Kapländischen *Rochea falcata* D. C. dar, bei welcher die lichtzerstreuende Schicht der fleischigen Blätter nicht durch Reif, sondern durch „dicht aneinander schließende, panzerartige Oberhautzellen" gebildet wird. Hansgirg[1]) macht auf den *Rochea*-Typus besonders aufmerksam und hebt die eigentümliche Einrichtung der Oberhautzellen vor allem als Schutz gegen übermäßige Verdunstung und gegen Tierfraß hervor. Ferner zeichnet sich unter den bei dem Dickblätter-Typus vorkommenden Einrichtungen zum Schutz gegen intensive Insolation usw. *Rochea falcata* noch besonders durch Profilstellung aus[2]). — Bei dieser Spezies ist es nun ebenso wie bei der *Echeveria* leicht, die Blattepidermis auf große Strecken abzuziehen; wie meine Tabelle ergibt, ist die lichtzerstreuende Wirkung der Epidermis und ihrer Auflagen hier gleichfalls sehr bedeutend.

---

[1]) Hansgirg, l. c. p. 182.

[2]) Hansgirg, l. c. p. 194, 195.

Tabelle No. 30.

Rochea falcata D. C.

Zeit der Belichtung:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.
I. Oberseite des Blattes mit Haut.					
1	30,5	73,5	117,0	161,0	203,5
2	30,0	72,5	116,0	160,5	203,0
3	32,0	74,5	117,5	162,0	205,5
4	32,5	75,0	118,5	162,5	205,0
5	31,0	73,0	117,0	160,0	204,0
6	31,5	73,5	117,5	160,0	204,5
7	32,5	76,0	119,0	163,0	207,0
8	33,5	76,5	120,0	163,5	207,0
9	33,0	75,0	118,5	161,5	205,0
10	33,5	75,5	119,0	163,0	205,5
Gesamt-Mittel:	32,0	74,5	118,0	161,5	205,0
II. Oberseite des Blattes ohne Haut.					
1	37,0	84,5	133,0	179,0	223,0
2	36,0	84,0	132,5	178,0	221,5
3	37,0	86,0	133,0	180,0	222,5
4	38,0	86,5	134,0	180,5	223,5
5	37,5	85,0	133,5	178,5	223,0
6	38,5	86,0	134,0	179,5	224,0
7	39,5	87,5	135,5	181,5	224,5
8	40,0	88,0	136,0	182,0	225,5
9	38,0	86,5	134,5	180,5	223,5
10	38,5	86,0	134,0	180,5	224,0
Gesamt-Mittel:	38,0	86,0	134,0	180,0	223,5
Prozent:	15,8 %	13,4 %	11,9 %	10,3 %	8,3 %

§ 27.

Andere Ergebnisse meiner Versuche.

Zum Schluß sei es mir gestattet, in kurzem noch auf einige andere Verhältnisse hinzuweisen, die ich bei meinen Untersuchungen gefunden habe.

Zunächst habe ich der Tatsache zu gedenken, daß unter Umständen bei Succulenten auch Epidermisausbildungen vorhanden sind, die nicht eine Schwächung, sondern eine Verstärkung der einfallenden Lichtintensität bewirken.

Ich habe lange Zeit mit *Mesembrianthemum cristallinum* L. mich abgemüht, weil ich annahm, daß auch bei dieser Pflanze die bekannten linsenartigen, mit klarem Zellsaft erfüllten Blasen auf Blatt und Achse irgend etwas mit Lichtschutz zu tun hätten. Die Methode meiner Untersuchung, die hier selbstverständlich im dampfgesättigten Raum stattfand, war die gleiche wie bei den vorhergehenden Versuchen. Ich entfernte die epidermalen Linsen dadurch, daß ich sie mit einem Skalpell ritzte, zerquetschte

und durch vorsichtiges Rollen auf Fließpapier die Objekte so gut wie möglich trocknete. Ich ging von der Voraussetzung aus, daß auch hier ein Anstieg der Temperatur nach Entfernung der bezeichneten Gebilde sich bemerkbar machen werde.

Tabelle Nr. 31.

Mesembrianthemum cristallinum L.

Vesuchsreihe I: Mit Blasen.		Ohne Blasen.
Zeit der Belichtung:	1 Min.	1 Min.
1	11,0	9,0
2	11,0	8,5
3	10,5	9,0
4	11,5	9,5
5	12,0	10,5
6	12,5	11,5
7	13,5	11,0
8	13,0	10,0
9	12,5	10,5
10	12,5	10,5
Gesamt-Mittel:	12,0	10,0
Prozent:	16,7%	—

Meine Tabelle No. 31 beweist, daß dies nicht der Fall ist, ja daß direkt das Gegenteil eintrat. Die klaren, wie Krystalle glänzenden Blasen, auf Blatt und Achse von *Mesembrianthenum cristallinum* L. wirken demnach nicht als lichtzerstreuende, sondern als lichtsammelnde Apparate.

Die hauptsächlichste Bedeutung dieser blasenartigen Ausstülpungen von Epidermiszellen liegt allerdings in der Regulierung der Absorption des Wassers und ist somit eine Schutzeinrichtung gegen die Gefahr des Austrocknens. Die Pflanzen entziehen nämlich, wie Volkens beobachten konnte, in Ermangelung der für sie, besonders zur Zeit der Fruchtentwicklung, notwendigen Feuchtigkeit, den Blasen ihren flüssigen Inhalt, um schließlich bis auf die heranreifenden saftigen Früchte ganz zu vertrocknen. Morphologisch ähnliche Wasserblasen wie *Mesembryanthemum cristallinum* zeigen auch *Aizoon canadense, Aizoon hispanicum, Caylusea canescens, Reseda pruinosa, Reseda arabica* und verschiedene *Atriplex*-Arten[1]).

Ferner bin ich bei meinen Untersuchungen über die Lichtzerstreuung an Bromeliaceen-Blättern auf zwei allerdings vereinzelt auftretende, aber doch höchst charakteristische anatomische Merkmale aufmerksam geworden, die, wie ich glaube, gleichfalls mit dem Lichtschutz zu tun haben[2]).

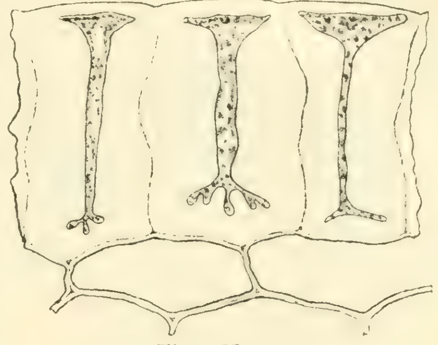
Bei *Acanthostachys strobilacea* Klotzsch und *Tillandsia vernicosa* Bak. wurde unter Schuppenbelag und Epidermis der Blätter eine feste Hypoderm-

---

[1]) Volkens, l. c. p. 54, 54; vgl. Abbild. Taf. XIII.

[2]) Hohlspiegelartige Zellen, vgl Fig. 2, 3. § 23.

lage gefunden, die in sehr sonderbarer Weise ausgebildete Lumina zeigt. Fig. 4 stellt diese Verhältnisse dar; die Querschnitte der Hypodermzellen zeigen, daß die Lumina außerordentlich schmal und langgezogen sind, so daß zunächst die Ansicht sehr wahrscheinlich ist, daß es sich bei diesen gewölbeartig gebauten Sklerenchymschichten um eine mechanische Einrichtung oder um Verdunstungsschutz handele. Aber die Ausbildung der nach oben und unten erweiterten Lumina, die im trockenen Zustand mit braungefärbtem Inhalt versehen sind, könnte doch auch darauf hinweisen, daß diese Zellen als Beleuchtungsschutz dienen. Denn es geht aus meiner Figur hervor, daß die Zelllumina mit ihrem braunen Inhalt als Blenden wirken, und daß nur diejenigen Strahlen ungehindert zum Chlorophyllgewebe gelangen können, welche die schmalen Lücken zwischen den Zelllumina passieren.



Figur No. 4.
Tillandsia vernicosa Bak.

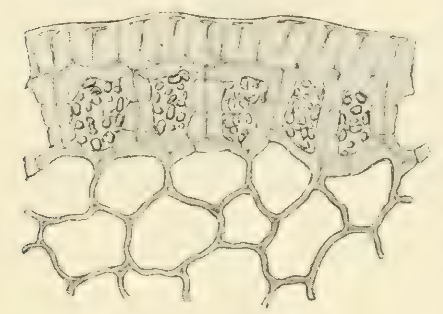
Bei *Tillandsia Karwinskyana* Schult. tritt gleichfalls die Bildung eines Hypoderms auf, von dem ich annehme, daß es ebenfalls mit Lichtschutz zu tun habe. Ich fand nämlich (vgl. Fig. 5) diese Hypodermzellen aus-



Figur No. 5.
Tillandsia Karwinskyana Schult.

gefüllt mit großen zerklüfteten Kieselbrocken, welche, wie die Beobachtungen unter dem Mikroskop zeigten, sowohl ihrer unregelmäßigen Form wegen, wie wegen der Spalten, die sie durchsetzten, eine beträchtliche lichtzerstreuende Wirkung besaßen. Die großen Schuppen von *Tillandsia Karwinskyana* Schult. stehen überdies sehr dicht und auch die Epidermis ist besonders nach innen sehr stark verdickt. Andere Beispiele sind *Tillandsia ixioides* Griseb., das sich durch einen auf das ganze Blatt ausgedehnten

sehr starken Sklerenchymschutz auszeichnet, der aus den bis auf ein meist nagelförmiges Lumen verdickten Epidermiszellen und einem starken, steinzellenartigen Hypoderm besteht, das mit lichtbrechenden Körnchen dicht vollgepfropft ist und als (vgl. Fig. 6) intensive Lichtzerstreuungsschicht dienen dürfte. *Tillandsia Duratii* Vis., mit der nach innen etwas verdickten, ziemlich großzelligen Epidermis, ist im Hypoderm mit vielen stark lichtbrechenden, teilweise sphaerokrystallischen Brocken sehr schön ausgezeichnet, und bei der *Tillandsia andicola* Gill. weist die nach innen verdickte Epidermis in jeder Zelle ein Krystalloid auf; auch einzelne Hypodermzellen sind noch mit solchen versehen.



Figur No. 6.
Tillandsia ixioides Griseb.

Derartige Kieselkörper in Epidermiszellen oder Hypodermzellen assimilierender Organe sind bekanntlich gerade bei den Monokotylen nichts seltenes [3]). Ob sie hier als Lichtzerstreuungsapparate wirken, und ob dies vielleicht allgemein ihre Funktion ist, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen, doch spricht mein hier dargestellter Befund, wenigstens was *Tillandsia Karwinskyana* Schult. betrifft, für diese Annahme.

§ 28.

Resultate.

1. Die Arbeit gibt eine Übersicht der in der Litteratur bekannt gewordenen Lichtschutzeinrichtungen. Dabei zeigt es sich, daß den zahlreichen Beobachtungen umfassendere quantitative Untersuchungen nicht zuteil geworden sind.

2. Die Methode der vorliegenden Untersuchungen wird beschrieben und diskutiert. Bei den Versuchen beträgt der Einfallswinkel der auf die Blätter fallenden Strahlen 45°, ausgenommen bei den Bromeliaceen-Blättern. Die Messungen werden ausgeführt mit Hilfe eines Thermoelements und eines Galvanometers. (Fig. 1. § 20.)

3. Die Versuche ergeben, daß behaarte Blätter weniger stark erwärmt werden als glatte Blätter; — z. B. wurde ein der dichten weißen Filzbekleidung auf der Blattoberseite beraubtes Blatt von *Centaurea candidissima* Laur. um 37,5% stärker erwärmt.

4. Bei, besonders auf der Blattoberseite, glänzenden Blättern zeigt sich, daß die Erwärmung des Blattes stärker ist, wenn die das Licht weniger intensiv

[3]) Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889 p. 267 ff.

reflektierende Blattunterseite der Lichtquelle zugewandt wird; — bei einem Blatt von *Anthurium nitidum* Benth. z. B. betrug der Unterschied 30%.

5. Die mit einem Wasserüberzug versehenen, benetzten Blattoberflächen weisen eine den glänzenden Blättern entsprechende Wirkung auf. — Im benetzten Zustand wurde ein Phyllocladium von *Ruscus Hypoglossum* L. z. B. um 19,2% weniger erwärmt als im trockenen Zustande. Die Bedeutung der Träufelspitze als Ausdruck der Organisation eines Schattenblattes liegt daher vielleicht in dem Bestreben, das Wasser deshalb schnell zu entfernen, um die an sich schon geringe Lichtintensität zwecks größerer Assimilation möglichst auszunützen. Ganz andere Verhältnisse liegen bei den wasseraufnehmenden Bromeliaceen-Schuppen vor; hier wird durch die wassergetränkten Schuppen die Lichtbrechung aufgehoben, also die benetzte Pflanze höher erwärmt.

6. Bereifte, also mit Wachsbedeckungen versehene Blätter werden (z. B. *Cacalia repens* L. um 13,6%) weniger erwärmt, als die gleichen der Wachsbedeckung beraubten Blätter. Die Wirkung der Wachsbedeckung kann jedoch durch eine darunter liegende glänzende Epidermis (z. B. *Echeveria bracteosa* Lindl. u. Paxt.) wesentlich erhöht werden.

In gleicher Weise wirken die dicht aneinanderschließenden Oberhautzellen von *Rochea falcata* D. C.

7. Die Außenwand der Epidermiszellen, die glatte Cuticula, daneben die starke Schichtung der äußeren Epidermiswände, besonders bei den *Ficus*-Arten, also jedenfalls die oberflächlichen Membranen der Blätter, rufen das Phänomen der Spiegelung hervor.

Bei einer Anzahl von Bromeliaceen sind es dagegen Epidermiszellen, die, wie Hohlspiegel wirkend, die Lichtreflexion im wesentlichen bedingen dürften. (Fig. 2, 3. § 23.)

Während linsenförmige epidermale Gebilde (z. B. von *Mesembrianthemum cristallinum* L.) eine Konzentration des Lichtes verursachen können, läßt die eigenartige Ausbildung der mit braunem Inhalt angefüllten, sehr schmalen und langgezogenen Lumina der Hypodermzellen bei den Blättern von *Acanthostachys strobilacea* Klotzsch und *Tillandsia vernicosa* Bak. vermuten, daß diese Lumina mit ihrem braunen Inhalt als Blenden wirken. (Fig. 4. § 27.)

8. Wahrscheinlich werden auch die Krystallkörper in der Hypodermis der Blätter verschiedener anderer Bromeliaceen (z. B. *Tillandsia Karwinskyana* Schult.) mit ihrer beträchtlichen lichtzerstreuenden Wirkung als Lichtschutz in Erwägung gezogen werden müssen. (Fig. 5, 6. § 27.)

Vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. Mez in Halle a. S. ausgeführt; es sei mir gestattet, für die ständig mir zuteil gewordene liebenswürdige Anregung und Unterstützung auch an dieser Stelle herzlich zu danken.

Inhaltsübersicht.

Über den Einfluss des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben.

Von **Karl Kerstan.**

A. Historische und sachliche Einleitung.

Der Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes wird augenfällig, wenn Pflanzenorgane in ihrem tropistischen Gleichgewichtszustande gestört werden. Bekanntlich führen dann die Pflanzen, solange sie dazu fähig sind, Krümmungsbewegungen aus. In den bisherigen Studien dieser Krümmungen wurde nicht nur deren äußerer Verlauf berücksichtigt, sondern das Augenmerk der Forscher richtete sich auch auf die inneren Vorgänge. Über den Krümmungsmechanismus wurden die verschiedensten Ansichten geäußert[1]). Im Hinblick auf die Bewegungsmechanik müssen nach Pfeffer (VI. p. 353/54) Nutations- und Variationsbewegungen unterschieden werden. Nachdem seit Frank (I. p. 97) die Nutationsbewegung als Erfolg einer modifizierten Wachstumstätigkeit erkannt worden war, spielten die verschiedenen Anschauungen über den Wachstumsmechanismus auch in der Erklärung der Mechanik bei Krümmungsbewegungen eine Rolle. Sachs und de Vries hatten die Bedeutung des Turgors für das Wachstum hervorgehoben. Für letzteren (II. p. 517) lag es nahe, bei Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe die Differenz im Wachstum der konvexen und konkaven Seite als Folge einer einseitigen Steigerung der Turgorausdehnung zu erklären. Die Veränderung des osmotischen Druckes in den antagonistischen Seiten beruht nach ihm (I. p. 835) auf der verstärkten Produktion osmotisch wirksamer Stoffe in der convex werdenden Seite des Pflanzenorgans. Er folgerte dies daraus, daß eine eben begonnene geotropische oder heliotropische Krümmung durch die plasmolysierende Wirkung einer 20%igen Kochsalzlösung wieder rückgängig gemacht werden konnte. In bezug auf

[1]) Ausführliche Literaturangaben finden sich bei: Cisielski, Untersuchung über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Dissertation 1870, p. 1—8. Schober, Anschauungen über den Geotropismus seit Knight. Hamburg 1899. Wissenschaftliche Beilage zum Bericht der Realschule Eilbeck. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche 1878, I. Teil, p. 4 ff.

die heliotropischen Krümmungen mehrzelliger Organe haben auch andere Forscher die Ansicht geäußert, daß sie durch Turgorwechsel veranlaßt werden. So schließt Sachs (I. p. 806) die „Veränderung des Turgors" als Krümmungsursache nicht aus, und nach Wiesner (I. p. 21) kommt der positive Heliotropismus dadurch zustande, daß außer den Cohäsionsverhältnissen der Zellmembranen auf den antagonistischen Seiten auch der Turgor allseitig oder nur einseitig verändert wird. Allein nähere Untersuchungen über die vermutete Turgoränderung waren von den erwähnten Forschern nicht angestellt worden. Ihre Annahme wurde auch bald durch die Ergebnisse von G. Kraus (II. p. 87 f.) in Frage gestellt. Er fand nämlich, daß während der geotropischen und heliotropischen Krümmung eines Sprosses eine absolute Abnahme des Zuckers, sowie eine Zunahme des Wassergehaltes in der erdwärts gerichteten Stengelhälfte eintritt, woraus eher eine Verminderung als eine Steigerung des osmotischen Druckes auf der Konvexseite gefolgert werden konnte. Dieses der de Vriesschen Annahme direkt widersprechende Resultat veranlaßte denn auch Wortmann (I. p. 961), den Turgordruck in den Zellen der konvexen und konkaven Seite mehrerer geotropisch gekrümmter Stengel nach der plasmolytischen Methode zu untersuchen. Er erhielt immer das übereinstimmende Resultat, daß tatsächlich keine Differenz in der Turgorkraft auf beiden Seiten vorhanden ist. Dasselbe negative Ergebnis in bezug auf einseitige Erhöhung der Turgorenergie fand Noll (I. p. 511) bei einer „ganzen Reihe von Beobachtungen", ja bei sehr stark und rasch sich krümmenden Organen fand er in den Zellen der Konvexseite eine sichtliche Abnahme des plasmolytischen Wertes, übereinstimmend mit den von Kraus erhaltenen Befunden. Damit kann — so schließt Noll — die Annahme einer Turgorsteigerung auf der Konvexseite von de Vries nicht länger mehr in Betracht gezogen werden. Allein so ausnahmslos zurückzuweisen, daß gesteigerte Turgorenergie bei geotropischen Krümmungen beteiligt sei, wird eingeschränkt durch Beobachtungen Pfeffers (IV. p. 399): bei plasmolytischen Untersuchungen von horizontal gelegten Grasknoten, deren Aufwärtskrümmung durch einen Gipsverband gehemmt war, wurde in einem Falle, nämlich in den Knoten von *Hordeum vulgare,* eine Steigerung des Turgors in den unterseitigen Parenchymzellen um 1—2% Kaliumnitrat gefunden. Ferner wollte Kohl (I. p. 60, 66) an horizontal liegenden Stengeln, sowohl gekrümmten, als auch an ungekrümmten, sowie an krümmungsunfähigen, eine absolute Erhöhung des Turgordruckes in der Konkavseite als Folge des geotropischen Reizes beobachtet haben. In der ausführlichen Entgegnung Nolls (II. p. 36) wurde aber mit Recht darauf hingewiesen, daß Kohls Bestimmungen der absoluten Turgorerhöhung auf der Konkavseite sehr mangelhaft sind. Auf die Beobachtung Pfeffers geht Noll nicht ein, obwohl er seine Theorie gegen dessen Kritik ausführlich verteidigt. — Wenn nun auch der einseitigen Erhöhung der Turgorenergie bei *Hordeum* eine generelle Bedeutung für den Krümmungsmechanismus nicht beigemessen werden darf — dies verbietet

schon der Umstand, daß Pfeffer bei den in derselben Weise am Aufkrümmen verhinderten Knoten von *Triticum vulgare*, *Triticum spelta* und *Glyceria spectabilis* eine Turgorsteigerung nicht beobachten konnte — so wäre sie dennoch beachtenswert, wenn sie sich als eine durch den Schwerkraftsreiz veranlaßte Reaktion erwiese. Eine Untersuchung in dieser Richtung liegt aber bis jetzt noch nicht vor. Ferner ist noch nicht festgestellt, ob einseitige Steigerung der Turgorenergie bei gehemmter tropistischer Nutationskrümmung überhaupt allgemeiner verbreitet ist; denn die vorliegenden plasmolytischen Untersuchungen Wortmanns und Nolls erstrecken sich nur auf realisierte Krümmungsbewegungen, und die Versuche Heglers [Hinweis bei Pfeffer (III. p. 227)], die zu dem erwähnten Zwecke angestellt wurden, liegen nicht im einzelnen vor. Könnte die Änderung des Turgordruckes in manchen Fällen wirklich als das Mittel festgestellt werden, wodurch die Wachstumstätigkeit horizontal gelegter Pflanzenorgane modifiziert wird, so hätte sie für manche Nutationskrümmungen dieselbe Bedeutung, wie für die Variationskrümmungen. Denn Pfeffer (II, p. 140) bewies, daß letztere verursacht werden nur durch die Dehnung der Membranen, welche durch die auf der erdwärts gewandten Hälfte vermehrten Expansionskraft bewirkt wird. Hilburg (I. p. 30/31) konnte auch durch plasmolytische Untersuchung des tropistisch gekrümmten Blattgelenkes von *Phaseolus vulgaris* bestätigen, daß der osmotische Druck auf der konvex werdenden Gelenkhälfte eine Steigerung erfahren hatte, die etwa 1 % Kaliumnitrat äquivalent ist. Die Frage, ob dieser Turgorvariation die Bedeutung einer geotropischen oder heliotropischen Reaktion im Gelenkpolster der Bohne beizumessen ist, ist bisher noch nicht experimentell beantwortet, ferner ist auch noch nicht untersucht worden, ob die tropistischen Variationskrümmungen anderer Pflanzen auch durch einen Turgorwechsel bewirkt werden.

Es ergibt sich also für mich die Aufgabe:

1. zu untersuchen, ob Turgorreaktionen als Folge des tropistischen Reizes Ursachen der Krümmung sind, (diese Untersuchung schloß an die bisherigen Beobachtungen und Behauptungen an),
2. zu untersuchen, wie weit verbreitet diese Erscheinungen sind.

Da in bezug auf den Bewegungsmechanismus von vornherein Nutations- und Variationskrümmungen zu unterscheiden sind, so ordnen sich diese Teile den beiden Hauptabschnitten ein: Turgorverhältnisse bei

a) Nutations- (Abschnitt C) und

b) Variationskrümmungen (Abschnitt D).

B. Methodisches.

In der vorliegenden Untersuchung ist der Turgordruck immer nach der plasmolytischen Methode gemessen worden. Als Plasmolysator wurde Kalisalpeterlösung verwendet, und zwar wurden die verschiedenen Konzentrationen hergestellt durch volumetrische Verdünnung einer Normallösung, die 10,1 g

KNO_3 auf 100 ccm Lösung enthielt. Zur Bestimmung des plasmolytischen Grenzwertes wurden meist um 0,5% verschiedene Lösungen für ausreichend genau erachtet und eventuellen Unterschieden von 0,2% im Turgordruck keine prinzipielle Bedeutung für die Krümmungsbewegung beigemessen, weil einem osmotischen Werte von 0,5% Kaliumnitrat ein Energieaufwand von 1—2 Atmosphären entspricht, und dieser mindestens zur Ausführung der tropistischen Krümmung erforderlich ist. Nur in einigen Fällen wurde eine Genauigkeit bis auf 0,2% KNO_3 angestrebt. Plasmolysiert wurden mediane Längsschnitte in der Richtung der Krümmungsebene oder an deren Stelle Querschnitte (bei kurzen Bewegungsgelenken). Um Verwechselungen der antagonistischen Flanken bei der mikroskopischen Untersuchung vorzubeugen, habe ich die konvexe Seite eines Schnittes durch einen leichten Einschnitt markiert.

Da ich im Laufe meiner Untersuchungen die Turgorhöhe nur nach der gewöhnlichen plasmolytischen Methode bestimmte (und nur selten nach der plasmolytischen Transportmethode, deren Ergebnisse stets durch die erstere kontrolliert wurden), so mußte ich die Mängel jener Methode kennen, um meine Ergebnisse kritisch beurteilen zu können. Auf Unzulänglichkeiten dieser Methode ist wiederholt hingewiesen worden[1]. Für meine Untersuchung kommen vor allem folgende Punkte in Betracht. Zunächst ist die elastische Kontraktion der Membranen bei der Beurteilung des gefundenen Turgordruckes zu berücksichtigen. Sie konnte auch meine Ergebnisse besonders bei den nicht durch Wachstum fixierten Variationskrümmungen in Frage stellen, wenn etwa die Zellmembranen der allein verlängerten Flanke bei der Plasmolyse eine ansehnliche Kontraktion erfahren, bevor sich der Plasmakörper von der Membran abhebt; doch konnte eine solche nicht beobachtet werden.

Auch in den Objekten liegen manche Fehlerquellen. Es gibt Pflanzenzellen, in denen bei Plasmolyse eine Abhebung des Plasmakörpers auch im lebenden Zustande und zwar aus verschiedenen Gründen nicht stattfindet. So kann einerseits die Beschaffenheit der Membran den Eintritt der Lösung erschweren oder überhaupt verhindern, oder es kann anderseits der Plasmakörper so fest an die ihn umgebende Membran gepreßt sein, daß er sich entweder garnicht oder nur unter Zerreißung abhebt. Derartige Verhältnisse scheinen tatsächlich in vielen Grasknoten (vergl. p. 185) und im Wassergewebe der *Marantaceen* (vergl. p. 206) vorzuliegen. Auf andere anatomische und physiologische Eigenschaften (Kleinheit der Zellen, Verdickung der Membranen, besondere Inhaltstoffe, individuelle Schwankungen der plasmolytischen Grenzwerte), die die Bestimmung der isotonischen Lösung manchmal erschweren, wird bei den einzelnen Versuchsobjekten hingewiesen werden.

---

[1]) Vergl. de Vries (III. p. 544 ff.), Wortmann (II. p. 249), Hilburg (I. p. 25), Pfeffer (III. p. 228 und IV. p. 295, 305 f.).

Wie vorher erwähnt, bestimmten auch Wortmann, Noll und Kohl den Turgordruck in gekrümmten Pflanzenorganen nach der plasmolytischen Methode. Die genannten Forscher handhabten diese Methode so, daß sie die Schnitte in eine noch nicht isotonische Lösung offen auf den Objektträger brachten und dann, während sich die plasmolysierende Lösung allmählich durch Verdunstung konzentrierte, mikroskopisch den Eintritt der Plasmolyse in den antagonistischen Seiten erwarteten. Weil auf diese Weise sowohl die sich ändernde Konzentration der Lösung als auch die Zeit der beginnenden Plasmolyse als Maß des Turgordruckes benutzt wird, ist es möglich, auch sehr kleine Turgorunterschiede zwischen den beiden Gegenseiten zu bestimmen. Trotzdem wandte ich diese Art der Messung nicht an, sondern gab der von Pfeffer (V. p. 127) erwähnten und oben beschriebenen Manier den Vorzug; denn einmal brauchte ich, wie schon dargetan, auf geringere Differenzen kein Gewicht zu legen, und in den Fällen, wo dies geschehen mußte, ist sie nicht zu empfehlen, weil sie infolge fortwährend stattfindender Verdunstung der Lösung den genauen prozentualen Wert der Konzentration und damit die Größe der Differenz in den antagonistischen Seiten unbestimmt läßt. Ferner können die Resultate der Verdunstungsmethode durch mancherlei Nebenumstände unsicher werden, z. B. die Dicke des Schnittes oder die räumliche Beschränktheit des mikroskopischen Gesichtsfeldes. Durch letztere kann nämlich die Zahl der gleichzeitig Plasmolyse zeigenden Zellen auf jeder Seite nur allgemein bestimmt werden. Da aus zahlreichen früheren Untersuchungen [z. B. de Vries (IV. p. 561), Pfeffer (IV. p. 304), Copeland (I. p. 39), E. Pringsheim (I. p. 112, 121)] bekannt ist, daß auch äußere Einflüsse — besonders kommen Beleuchtung, Temperatur und Wassermangel in Betracht — für die normalen Turgorverhältnisse sehr wesentlich sind, so mußten dieselben bei den Versuchen sorgfältig berücksichtigt werden, um dadurch eine Fehlerquelle auszuschalten.

C. Turgorverhältnisse bei den tropistischen Nutationskrümmungen.

I. Die Krümmung ist realisiert.

a) Keimstengel, Sprosse und Wurzeln.

Die tropistischen Nutationskrümmungen der Wurzeln und meisten Sprosse kommen dadurch zustande, daß die konvex werdende Flanke in der Zone der normalen Wachstumstätigkeit eine Wachstumsbeschleunigung erfährt. Diese Veränderung könnte durch eine Turgorsteigerung bezw. Turgordifferenz in den Geweben verursacht werden. Doch ist dies nicht unbedingt erforderlich; denn die normale Turgorkraft ist groß genug, um mit Hilfe gesteigerter Dehnbarkeit der Zellmembranen (Noll I und II) oder sogleich beschleunigten Membranwachstums (Pfeffer IV. p. 416) eine Aufkrümmung einzuleiten. Im letzteren Falle hat sie allerdings nur formale Bedeutung. Würde aber

auch in diesen Fällen im Laufe der Krümmung eine Erhöhung des Turgors eintreten (und in manchen Grasknoten scheint dies der Fall zu sein), so wäre die größere Turgorenergie eine Begleiterscheinung, die das Wachstum der Zelle beschleunigen könnte. Solche Erwägungen über eine mögliche Beteiligung des Turgors an der tropistischen Krümmung weisen auf Gesichtspunkte hin, die bei den Untersuchungen und Versuchsanordnungen wohl zu berücksichtigen sind. So müssen, ehe überhaupt irgendwelcher Einfluß des tropistischen Reizes auf den Turgordruck der sich krümmenden Pflanze konstatiert werden kann, zuerst die normalen Turgorverhältnisse bestimmt werden. Wenn ferner die Turgorsteigerung die Ursache der Krümmung ist, so muß sie kurz vor Beginn der Krümmung, und da vielleicht besonders deutlich, zu beobachten sein. Darum untersuchte ich Pflanzen nicht nur, wenn die Krümmung sich vollzog, sondern auch kurz nach dem Horizontallegen oder nach begonnener Einwirkung einseitigen Lichtreizes, also dann, wenn überhaupt noch keine Krümmung zu sehen war. Pflanzen aber, deren Krümmung beendet war, wurden überhaupt nicht mehr als für die Untersuchung geeignet erachtet. Immer wurden gleichaltrige Objekte von möglichst gleichem Äußeren und gleicher Länge ausgewählt. Um bei der normal stehenden Pflanze die Zone zu bestimmen, in der die ansehnlichste Krümmung stattfindet, wenn jene horizontal gelegt würde, habe ich vorher ein anderes Exemplar, das nicht plasmolysiert wurde, die Krümmung ausführen lassen, um daran die Zone der ansehnlichsten Krümmung zu erkennen. Umstehend sind die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen mehrerer tropistisch gekrümmter Pflanzenorgane mitgeteilt. Die plasmolytischen Grenzwerte sind in Salpeterprozenten angegeben. R bedeutet die Zellen des Rinden-, M die des Markparenchyms. Die beigefügten o und u bezeichnen die Ober- und Unterseite des gekrümmten Pflanzenteils. Temp. 16—18° C.

Geotropische Krümmung von Keimwurzeln.

Die Turgorverhältnisse der in normaler Stellung befindlichen Wurzeln von *Vicia Faba* und *Zea Mays* sind eingehend und genau von Pfeffer (IV. p. 296 ff.; Turgorkurve für *Vicia*wurzel p. 297, für *Zea* p. 299) beschrieben worden. Die bei der geotropischen Krümmung in der Mitte der Krümmungszone herrschenden Turgorverhältnisse sind im folgenden bestimmt worden. In feuchten Sägespänen gerade gewachsene Wurzeln von 30 bis 40 mm Länge wurden horizontal gelegt in der von Sachs (II. p. 405) als vorteilhaft bezeichneten Weise.

Vicia Faba (4—7 mm von der Spitze)	R	} 3,0	o 2,9 u 3,0	55°	
	M		3,0		
Zea Mays (3—5 mm von der Spitze)	R	3,8—4,0	3,8	40°	16 Std.
	M	4,8—5,0	4,8—5,0		

Stengel von Keimpflanzen.

α) Negativ geotropische Krümmung:

Die Pflanzen befanden sich in Töpfen, und diese wurden umgelegt. Die in Klammer befindliche Ziffer gibt die Gesamtlänge des Stengels an, die beigefügte Angabe: „Entfernung von der Spitze" gibt das obere Ende der Zone an, der die Schnitte entnommen wurden.

Pflanze	Gewebe	Normale %	Gekrümmte Pflanze %	Grösse des Krümmungswinkels	Versuchsdauer
Hypokotyl v. *Lupinus albus* (40 mm lang) 20 mm von der Spitze	R M	2,3 2,3—2,5	do.	35° 40°	$1^1/_2$ Tg.
Hypokotyl von *Cucurbita Pepo* (90 mm lang) 30 mm von der Spitze	R und M	2,5	do.	45°	1 Tg.
Epikotyl v. *Phaseolus multiflorus* (95 mm lang) 30 mm vom Scheitelpunk	R M	3,0 3,0—3,2 [1]	o 3,0 u 2,5 o 3,0—3,2 u 2,5—2,8	60°	20 Std.
Hypokotyl v. *Ricinus communis* (110 mm lang) 45 mm von der Spitze	R M	2,8	o 2,8 u 2,5 2,8	40°	2 Tg.
Epikotyl von *Vicia Faba* (90 mm lang) 35 mm von der Spitze	R M	2,6—2,8 [2]	o 2,6 u 2,5 2,6 - 2,8	50°	1 Tg.

β) Positiv heliotropische Krümmung:

Etiolierte Pflanzen wurden in einem Dunkelkasten mit wagerechtem Spalt in der Vorderwand an einem Südfenster dem Tageslichte ausgesetzt.

Pflanze	Gewebe	Normale %	Gekrümmte Pflanze %	Grösse des Krümmungswinkels	Versuchsdauer
Epikotyl v. *Phaseolus multiflorus* (80 mm lang) 20 mm vom Scheitelpunkt	R M	3,0 3,2	2,8	10°	5 Tg.
Hypokotyl v. *Helianthus annuus* (60 mm lang) 15 mm von der Spitze	R M	2,5 2,8 [3]	do.	15—20°	3—5 Tg.
Hypokotyl v. *Ipomoea purpurea* (40 mm lang) 10 mm von der Spitze	R u. M	2,5—3,0	do.	90°	4 Std.

Versuche mit großen Exemplaren:

Coleus hybridus, 25—30 cm hoch	R M	2,0—2,5 2,5	2,5	—	—
Impatiens Sultani, 40 cm hoch	R M	1,8 2,0	do.	—	—
Achyranthes Verschaffeltii, 30—35 cm hoch	R M	4,5—5,0 6,0—6,5	o 5,0 u 4,5 o 6,5 u 6,0	—	—

[1]) Vgl. Wortmann (I. p. 461), Pfeffer (IV. p. 378).

[2]) Vgl. Pfeffer (IV. p. 378). [3]) Vgl. Pfeffer (IV. p. 378).

Werden die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen überblickt, so ergibt sich in bezug auf die Beteiligung des Turgors, daß bei den gekrümmten Organen eine Turgorsteigerung gegenüber der normalen Pflanze nirgends gefunden wurde, weder auf der Konkav- noch auf der Konvexseite, weder während der Krümmung noch auch dann, wenn nach ½—1 stündigem Horizontallegen der Pflanze die Krümmung noch nicht begonnen hatte. Dieses negative Resultat stimmt überein mit den Befunden Wortmanns (I. p. 961) und Nolls (I. p. 511). Bei vielen Pflanzen sinkt sogar die Turgorenergie etwas auf der Konvexseite in der Krümmungszone. Mehrfach (*Lupinus, Cucurbita, Helianthus, Ipomoea, Coleus, Impatiens,* Wurzel von *Zea*) wurde allerdings auch Konstanz des Turgors in dieser Flanke beobachtet. Noll (I. p. 511 und p. 525 Anmerkung) konstatiert dasselbe und zwar bei „sehr stark und rasch gekrümmten Organen". Auch nach meinen Beobachtungen ist wahrscheinlich, daß der Winkel der Krümmung, deren Schnelligkeit und die Größe der Krümmungszone von wesentlichem Einfluß auf die Turgorerniedrigung der Konvexseite sind. Denn die Keimstengel von *Phaseolus, Vicia* und die *Faba*wurzel zeichnen sich in der Tat durch rascheren Verlauf der Krümmung gegenüber den *Lupinus*stengeln und der *Zea*wurzel aus. Freilich ist der Rückgang des Turgors auf der Konvexseite nicht immer mit schnellerer Krümmung verbunden; denn im Hypokotyl von *Ricinus,* das sich nicht so rasch wie etwa *Phaseolus* krümmt, wurde ein Rückgang ebenfalls gesehen, während ihn der sich ziemlich schnell krümmende *Impatiens*stengel nicht erkennen ließ. Überdies ist zu bedenken, daß die Turgorverhältnisse überhaupt individuellen Schwankungen unterworfen sind, sodaß es nicht überraschen darf, wenn ein geringerer osmotischer Wert auf der Konvexseite nicht bei allen Individuen einer Gattung und Art zu sehen ist.

Mit zunehmender Größe des Krümmungswinkels wird auch die Differenz des Turgors zwischen Ober- und Unterseite größer. Das geht aus einem Versuche mit Keimstengeln von *Phaseolus* hervor. Als die Turgorverhältnisse solcher Stengel nach 2 Stunden Horizontallage untersucht wurden, zeigten sie eine Krümmung von ca. 10° und eine Turgorabnahme von 0,2 % Salpeter (Mittelwert) im Rindenparenchym der Unterseite. Nach 3 Stunden, als der Krümmungswinkel durchschnittlich 15° betrug, war der gleiche Rückgang von 0,2 % auch in den benachbarten Zellen des Markparenchyms der erdwärts gewandten Hälfte zu bemerken. Als die Stengel 7½ Stunden lang horizontal gelegen und sich ca. 20° gekrümmt hatten, betrug der Rückgang sowohl im Rindenparenchym als auch in den angrenzenden Markparenchymzellen 0,5 %. Viel höher wurde der Unterschied im osmotischen Werte der Gegenseiten nicht gefunden, nur einmal betrug er 0,7 %. Nachdem die apikal gelegenen Stengelteile aus der Krümmungszone herausgetreten waren, also sich wieder gestreckt hatten, hatte der Turgor der Unterseite die alte Höhe wieder erreicht, und demzufolge war die Turgordifferenz verschwunden. Doch tritt dies erst nach einer gewissen Zeitdauer ein, die von der Größe der Differenz abhängig zu sein scheint. Als nämlich die Unterseite in der

Krümmungszone einen um 0,2 % niedrigeren Turgorwert als die Oberseite zeigte, waren in dem Stengelstücke oberhalb der Zone, welches die Krümmung schon durchlaufen hatte, die Turgorwerte der beiden antagonistischen Flanken gleich; während die Differenz in dem wieder gerade verlaufenden Spitzenteile noch nicht immer aufgehoben war, als sie in der sich krümmenden Zone nach 7½stündiger Horizontallage 0,5 % betrug. Die regulatorische Tätigkeit der Pflanze braucht eben zur Herstellung des früheren Turgorwertes eine gewisse Zeit.

Die Tatsache, daß die Turgorabnahme auf der Unterseite sehr bald ausgeglichen wird, läßt sich sehr gut mit den Ansichten Pfeffers (IV. p. 412 und VI. p. 668) und Nolls (I. p. 525 und II. p. 45) in Einklang bringen, nach welchen die Differenz nur dadurch zustande kommt, daß bei dem einseitig beschleunigten Wachstum die Produktion osmotischer Substanz nicht gleichen Schritt hält mit der Volumzunahme und Wasseraufnahme der Zellen.

In allen Fällen lehrt der Vergleich des Turgordruckes in der gekrümmten mit dem in der normalen Pflanze, daß die Turgordifferenz zwischen Ober- und Unterseite durch den Rückgang des plasmolytischen Wertes auf der unteren (konvexen) Seite zustande kommt, nicht, wie Kohl (I. p. 60) lehrt, durch Erhöhung auf der konkaven Seite.[1]

Dieses negative Resultat braucht jedoch nicht allgemeine Gültigkeit zu haben. Während bei den bisherigen Objekten die Krümmung einen flachen Bogen darstellt, und infolgedessen die Verlängerung auf eine große Zahl von Zellen sich verteilt, woraus wieder folgt, daß jede einzelne nur geringen Anteil hat, ist sie bei andern Pflanzen ein scharfer Knick, indem sich die Wachstumsarbeit auf eine kurze Strecke verteilt, sodaß die einzelne Zelle der Unterseite stark in Anspruch genommen wird. Hier tritt vielleicht eine einseitige Turgorsteigerung ein. Solche kurze Krümmungszonen liegen bei den Gelenkpflanzen vor.

[1]) Kohl folgert dies aus Untersuchungen, die er nur an gekrümmten Organen vorgenommen hatte, ohne ihre Turgorverhältnisse mit denen der normalen Pflanze zu vergleichen. Er fand nämlich z. B. bei einem gekrümmten Stengel von *Pisum sativum* nach der Verdunstungsmethode (s. o. p. 167) zwischen Ober- und Unterseite einen Unterschied von 0,5—1,0 % Salpeterwert. Bei meinen Untersuchungen an *Pisum* fand ich einen so wesentlichen Unterschied nicht. Deshalb prüfte ich die Befunde Kohls mittels der von ihm angewandten Methode nach. Weiter wollte ich auch an Stelle der sehr allgemeinen Zeitangaben Kohls „sehr bald", „sofort", „nach einiger Zeit" eine bestimmte Zeitdauer wissen. Nach diesen Untersuchungen muß ich Kohls Ergebnisse als nicht einwandfrei bezeichnen. Denn nicht immer trat die Plasmolyse an der Konvexseite eher ein als an der Konkavseite, sondern in manchen Schnitten begann der Plasmakörper auf beiden Seiten sich abzuheben und zwar nach 45 Sekunden. Aber selbst in den Fällen, wo eine zeitliche Differenz beobachtet wurde, betrug diese höchstens 10 Sekunden. Unter solchen Umständen kann wohl von einem wesentlichen Unterschiede im Turgordruck der antagonistischen Seiten nicht gesprochen werden.

b) Stengelknoten.

Der äußere Verlauf der geotropischen Krümmung von Stengelknoten ist von Barth (I) und Kohl (II) näher beschrieben worden. Bei den folgenden Versuchen wurden Knoten sowohl horizontal als auch aufrecht in feuchten Sand gesteckt, der sich in einem Zinkkasten befand. Die normal stehenden Knoten wurden während der Krümmungsdauer der andern unter denselben Bedingungen gehalten.

1. Knoten, die nur krümmungsfähig sind, solange sie wachsen.

Pflanze	Gewebe	Normale %	Gekrümmte Pflanze %	Grösse des Krümmungswinkels	Versuchsdauer
α) Knoten ohne Blattscheiden.					
Crassula spathulata	R u. M	3,0—3,5	do.	30°	2 Tg.
Galeopsis tetrahit	R M	3,5—4,0 4,5 [1]	} do.	20°	2 Tg.
Mercurialis perennis	R M	4,0 4,5	o 4,0 u 3,8 4,5	40°	1 Tg.
Mimulus luteus (ober- u. unterhalb der Knotenplatte) [2]	R M	2,2 2,5	o 2,2 u 2,0 o 2,5 u 2,2	25°	1 Tg.
Asperula tinctoria	R u. M	5,5	do.	15°	3 Tg.
β) Knoten mit Blattscheide, diese ist bei der Krümmung passiv.					
Melandryum album	R M	2,5—2,8 2,8	} do.	25°	2 Tg.
Polygonum Bistorta	R M	3,2 3,5	o 3,2 u 3,0 o 3,5 u 3,0	30°	1 Tg.

2. Knoten, die im fast ausgewachsenen Zustande noch krümmungsfähig sind. Blattscheide ist bei der Krümmung **passiv.**

*Tradescantia*stengel.

Der anatomische Bau und die geotropische Aufrichtung der *Tradescantia*-stengel ist außer von Barth (I. p. 16, 18 ff.) auch von Miehe (I. p. 531) beschrieben worden, ebenso wie dort [Miehe (I. p. 535 Skizze)] wurden zu den folgenden Versuchen abgeschnittene Stengel von 3—4 Internodienlängen verwendet.

Trad. fluminensis	R M	1,9—2,1 2,0—2,2	o 2,1 u 2,0 2,1	26° bez. 55°	1 bez. 3 Tg.
Trad. virginica	R M	2,8 3,0	} do.	27°	1 Tg,
Callisia repens	R M	1,8 2,0	o 1,8 u 1,7 2,0	25°	2 Tg.

[1]) Vgl. Briquet (I. p. 17), der den normalen Turgorwert auf 10 atm. = ca. 3 % KNO_3 feststellte. Der von mir gefundene höhere Wert kann dadurch erklärt werden, daß ich eine eingebrachte, wenig welke Pflanze untersuchte.

[2]) Nach Barth (I. p. 7) werden hier die Bewegungsknoten von beiden Teilen zweier benachbarter Internodien gebildet.

Die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchung der Stengelknoten stimmen also überein mit denen bei Keimpflanzen; nirgends wurde ein höherer Turgorwert auf der Unterseite gefunden. Hieraus braucht aber noch nicht gefolgert zu werden, daß die Turgorenergie als Betriebskraft der Krümmung außer Frage kommt. Denn es ist sehr wohl möglich, daß eine Turgorsteigerung stattgefunden hat, daß diese aber bei der Krümmung, bez. durch dieselbe aufgehoben ist. Ob dies der Fall ist oder nicht, kann ermittelt werden, wenn die Krümmungsbewegung mechanisch gehemmt wird. Dies kann sowohl durch Eingipsen als auch durch Zug in der Längsrichtung des Objektes geschehen. Während im Gipsverband außer der Krümmung auch das Wachstum verhindert wird, demgemäß eine etwaige Turgorsteigerung auch durch Wachstumshemmung verursacht sein kann, dauert das Längenwachstum bei Zug ziemlich ungestört fort. Der Anteil des Turgors am Krümmungsmechanismus liegt dann klar zutage. Darum werden im folgenden Ergebnisse plasmolytischer Untersuchungen über die Turgorverhältnisse solcher Pflanzen mitgeteilt, deren tropistische Krümmung mechanisch gehemmt worden ist.

II. Die Krümmung ist mechanisch gehemmt.

a) Einleitendes.

Zur Beurteilung dieser Ergebnisse war es nötig, frühere bei solcher Versuchsanordnung gewonnene Resultate zu berücksichtigen. Außer einigen früheren Arbeiten liegen Untersuchungen von Wortmann (I), Elfving (II), Hegler (I) und Ball (I) vor. Die anatomischen Veränderungen bei horizontaler Zwangslage und geotropischer Induktion hat neuerdings Bücher (I) eingehend studiert. Schon Wortmann und Elfving stellten an horizontal gehaltenen Objekten bezüglich der Wanddicke von Bast- und Collenchymzellen große Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite fest, die erklärt wurden von Hegler als Reizwirkung einseitiger Zugspannung, von Ball in manchen Fällen als solche der Schwerkraft. Bücher, der die Ansichten beider bestätigen kann, nennt die anatomischen Veränderungen ersterer Art Kampto-, die letzteren Geotrophismus. Über die osmotischen Verhältnisse bei den unter Zugspannung gehaltenen Pflanzen sowohl der aufrecht stehenden als auch der horizontal gelegten, sowie über die eingegipster Pflanzen spricht sich nur Hegler aus [I. p. 407 ff., Hinweis bei Pfeffer (III. p. 227)]. Er bestätigt die Ergebnisse Pfeffers (IV. p. 296, 303, 378, 398), daß eingegipste wachstumstätige Pflanzenorgane einen höheren Turgordruck zeigen als die freiwachsenden. In den Streckungszonen der unter Zugspannung aufrecht stehenden Pflanzen stellte er einen allseitig höheren plasmolytischen Grenzwert fest, und er gibt an, daß er „bei Hemmung geotropischer Wachstumskrümmungen (unter Fortdauer des Längenwachstums)“ in den Zellen der konvex werdenden Seite eine Turgorzunahme beobachtet habe. In bezug auf den letzten Punkt befinde ich mich in Widerspruch

mit Hegler, denn meine plasmolytischen Untersuchungen ergaben, daß bei vielen durch Zug horizontal gehaltenen Keimstengeln niemals eine einseitige Turgorschwellung eintrat, sondern eine allseitige, analog der von Hegler bei vertikaler Stellung beobachteten. Während ich also die oben angeführten Beobachtungen sowohl über die anatomischen Veränderungen als auch über die osmotischen Verhältnisse im allgemeinen bestätigen konnte, gilt dies nicht in diesem einen Falle.

b) Ergebnis.

Über die Methode des Eingipsens vgl. Pfeffer (IV. p. 238 ff.). Die Hemmung der Krümmung (durch Zug) erfolgte in der üblichen Weise. Vgl. Wortmann (I. p. 819), Ball (I. p. 323), Bücher (I. p. 308 Abbildung). Von den zu untersuchenden Pflanzen wurden in demselben Topf gezogene Paare von gleicher Länge und Kräftigkeit ausgesucht. Während die eine Pflanze die Krümmungsbewegung ungehindert ausführte, wurde die andere durch Zuggewichte in der Reizlage festgehalten, sodaß nur das Längenwachstum fortdauern konnte. Nachdem die eine Pflanze eine ansehnliche Krümmung ausgeführt hatte, wurde in beiden der Turgordruck nach der plasmolytischen Methode bestimmt. Untersucht wurden die gleichen Pflanzen und Pflanzenteile (Keimstengel von *Lupinus, Cucurbita, Phaseolus, Ricinus, Vicia, Helianthus, Ipomoea,* Stengel von *Coleus, Impatiens, Achyranthes,* Keimwurzeln von *Vicia* und *Zea,* Stengelknoten von *Crassula, Galeopsis, Mercurialis, Mimulus, Melandryum, Polygonum* und *Tradescantia),* deren osmotische Verhältnisse schon bei ausgeführter geo- oder heliotropischer Krümmung festgestellt worden waren (vgl. plasmolytische Grenzwerte im vorhergehenden Teil I). Die Stengel wurden außer durch Eingipsen besonders durch Zugspannung in der Längsrichtung an der Krümmung verhindert, während bei den untersuchten Wurzeln und Stengelknoten die Hemmung erfolgte einerseits durch Eingipsen in der Pfefferschen (IV. p. 230, 296 ff.) Weise, anderseits wurden sie, um das Längenwachstum nicht zu hemmen, in enge Glasröhren eingeführt. Bei der Auswahl der Wurzelstrecken, denen Längsschnitte zum Zwecke der Plasmolyse entnommen wurden, war für die entgipsten Wurzeln zu berücksichtigen, daß sich im Gipsverbande die Wachstums- und demgemäß auch die Krümmungszone verkürzt (Pfeffer IV. p. 352) und ferner, daß da, wo Krümmung realisiert wird, die Hauptkrümmung bereits nach einigen Stunden basalwärts gewandert ist (Pfeffer VI. p. 654). Es wurden deshalb Schnitte aus verschiedenen Regionen des 8—10 mm langen Spitzenteiles der Wurzel untersucht. Bei den Hemmungsversuchen, speziell mit *Phaseolus*- und *Vicia*-Keimstengeln, bestätigte sich die Behauptung Balls (I. p. 323, 327), nach der kräftig wachsende Pflanzen selbst bei ansehnlichstem Zuge nicht vollständig an der Krümmung verhindert werden können. Durch diesen und den ferneren Umstand, daß bei der Abnahme des spannenden Gewichtes die Pflanze sofort eine Schnellbewegung (Pfeffer VI. p. 537, 667) im Sinne

der geotropischen Krümmung ausführt, wird der beobachtete geringe Rückgang des Turgors (um 0,2 Salpeterprozent) auf der konvex werdenden Seite erklärlich, annähernd derselbe Effekt, der auch bei Realisierung der Krümmung erzielt wird.

Von einer einseitigen Zunahme der osmotisch wirksamen Substanzen kann aber beim Hemmen der durch den tropistischen Reiz angestrebten Nutationskrümmungen keine Rede sein. Denn von den wenigen beobachteten Ausnahmen — im eingegipsten Zustande ließen manche Stengel von *Impatiens Sultani* and *Vicia Faba* auf der Unterseite einen um 0,2—0,5 Salpeterprozent höheren Turgor erkennen — läßt sich die Erhöhung bei *Impatiens* und *Vicia* ebensowohl durch Wachstumshemmung erklären, da bei Zugspannung die Turgorsteigerung nicht eintritt. Bei *Melandryum album* aber, wo zwei Knoten eine Turgorschwellung unterseits zeigten, und zwar der eine in der Gipshülle um 0,3—0,5, der andere in der Glasröhre um 0,2—0,3 % Salpeter, hat sie keine generelle Bedeutung; denn ich konnte sie in drei weiteren Knoten nicht beobachten. Zudem dürfte die gefundene Differenz auch nicht ausreichen, um die geotropische Bewegung allein zustande zu bringen. Da die durch mechanische Eingriffe veranlaßten allseitigen Turgorerhöhungen, die Pfeffer durch Eingipsen wachsender Organe, Hegler durch Zug in der Längsrichtung manchmal erzielte, bei horizontaler Lage genau so eintreten wie bei normaler Stellung, also mit der gleichen Intensität auf beiden Seiten, so werden sie nicht durch die Schwerkraft beeinflußt, sondern beruhen bloß auf Wachstumsstörung und deren Folgen. Die allseitige Turgorschwellung betrug in der Gipshülle bez. bei Zug oder in der Glasröhre z. B. bei den Keimstengeln von *Lupinus albus* 1,0 bez. 0,5 % Salpeter, und *Vicia Faba* 0,5 bez. 0 %, bei den Keimwurzeln von *Vicia* 1,0 bez. 0 %, und *Zea* stets 0 %. (Vgl. Pfeffer IV. p. 299.)

III. Verschiedenes.

Eine mehr oder weniger weitgehende Hemmung der geotropischen Krümmung kann speziell beim Gelenkknoten von *Tradescantia fluminensis* nach Miehe (I. p. 535/36) dadurch bewirkt werden, daß über dem geotropisch beeinflußten Gelenk das Internodium durchschnitten wird. Mehrere Stengel von *Trad. fluminensis* wurden deshalb im zweiten Internodium durchschnitten und horizontal in Sand gesteckt. Nach drei Tagen hatten sich die Knoten nur wenig gekrümmt, derjenige Knoten mit dem kleinsten Krümmungswinkel (10°) wurde plasmolytisch untersucht, es zeigte sich kein Unterschied im Turgor gegenüber normal.

Eine Änderung in der Mehrproduktion osmotischer Substanzen findet auch in welkenden Pflanzen nicht statt, wenn sie durch Umlegen dem Einflusse der Schwerkraft ausgesetzt werden. Das bestätigen Versuche, in denen durch Wasserverlust der Turgordruck künstlich erhöht wird. Wie E. Pringsheim (I. p. 125) fand, steigt in dem welkenden Sprosse von *Callisia repens*

der osmotische Druck durch selbstregulatorische Tätigkeit der Pflanze in etwa fünf Wochen um 1,5 Salpeterprozent. Um nun zu untersuchen, ob etwa eine Reizwirkung der Schwerkraft solche Produktion von osmotischen Stoffen insofern beeinflußt, als nach Umlegen des Sprosses in der erdwärts gerichteten Flanke eine regere Tätigkeit entwickelt wird, ließ ich *Callisia*-Sprosse, die einen Normalturgor von 2,0—2,2 % aufwiesen, welken, indem ich sie teils aufrecht teils horizontal in den völlig trockenen Sandwall eines Zinkkastens steckte. Einige der horizontal gesteckten konnten sich krümmen, während andere daran verhindert waren, indem bei ihnen der (von der Spitze aus) dritte Knoten entblättert und vorsichtig in eine Glasröhre eingeführt worden war. An den aufrechten Sprossen wurde in der Zeit vom 17. Februar bis 17. März das allmähliche Steigen des Turgors plasmolytisch gemessen. Hierauf wurden in der jeweilig isotonischen Lösung, deren Konzentration sich aus den Messungen am normalen Stengel ergab, Stengelgelenke von umgelegten Sprossen, die also teils geotropisch gekrümmt, teils an der angestrebten Krümmung gehindert worden waren, plasmolysiert, und der Turgordruck in den antagonistischen Seiten verglichen. Dabei konnte nirgends eine Differenz festgestellt werden. Die allgemeine Turgorzunahme verlief z. B. in einem Sproß so:

Tag der Plasmolyse	Salpeterprozente beginnender Plasmolyse im		Turgorzunahme in Salpeterprozent		
	Rindenparenchym	Axiles Parenchym	Rindenparenchym	Axiles Parenchym	nach Tagen
17. Februar	2,0	2,0—2,2			
21. „	2,2	2,2—2,4	0,2	0,0	4
23. „	2,2	2,4	0,0	0,2	2
2. März	2,4	2,6	0,2	0,2	7
10. „	3,5	3,2	1,1	0,6	8
17. „	3,5	3,5	0,0	0,3	7
		Insgesamt:	1,5	1,3	28

Auch solche aufrechte Stengelknoten, die einen um 1,5 % höheren Turgor aufwiesen und die teilweise nicht mehr krümmungsfähig waren, wurden mehrere Tage lang horizontal gelegt; sie zeigten ebenfalls keine einseitige Turgorschwellung. Denselben negativen Erfolg hatte die plasmolytische Untersuchung solcher Pflanzen, besonders auch der älteren, nicht mehr krümmungsfähigen Stengelteile derselben, bei denen nach Ball [I. p. 330 *(Phaseolus)*, p. 331 (auch *Ricinus* und *Vicia*)] und Bücher geotrophistische Veränderungen der Oberseite (s. ob. p. 173) eintreten. Das ist um so auffälliger, als Kraus (I. p. 211/18 und II. p. 89/99) auch in solchen Stengelpartien in bezug auf den Stoffwechsel die gleichen Veränderungen, allerdings oft nicht so ansehnliche wie bei gekrümmten Organen, feststellen konnte. Er fand also eine absolute Abnahme des Zuckers und eine absolute Zunahme des Wassergehaltes auf der erdwärts gewandten Sproßhälfte. *Phaseolus*

multiflorus und *Ricinus communis* wurden von mir 7 Tage, *Achyranthes* 17 Tage lang umgelegt und hierauf der Turgordruck in dem ungekrümmten, älteren Stengelteil gemessen: die Turgorverhältnisse waren dieselben wie bei aufrechter Stellung der Pflanze. Ebenso hatte gewaltsame Einkrümmung eines *Phaseolus*- und *Vicia*stengels, die in der Weise bewirkt wurde, daß jene mittels angehängter Gewichte über einen Glasstab 5 Tage lang scharf nach unten gebogen wurden, eine Versuchsanordnung, bei der Kampto- und Geotrophismus kombiniert werden (vgl. Bücher (I. p. 291)), entweder überhaupt keine verändernde Wirkung auf den Turgor oder, bei *Vicia*, eine allgemeine Turgorsteigerung zur Folge. Solche Erfahrungen sowohl bei realisierten, als auch bei gehemmten geotropischen Nutationskrümmungen erübrigten natürlich, die Pflanzen am Klinostaten rotieren zu lassen, wie sich dies bei den Gelenken und Grasknoten nötig machen wird, und berechtigten zu der Vermutung, daß zwischen den Turgorverhältnissen einer aufrecht stehenden und einer am Klinostat befindlichen Keimpflanze sowohl in den wachstumstätigen, als auch nicht mehr in die Länge wachsenden Partien kein Unterschied sei, was auch durch die plasmolytische Untersuchung von *Lupinus albus* bestätigt wurde.

IV. Turgorverhältnisse in den Grasknoten.

a) Die normalen Turgorverhältnisse.

Bis jetzt wurden die Turgorverhältnisse der Grasknoten übergangen, da sie besonderer Art zu sein scheinen, wie die Erfahrungen Pfeffers (IV. p. 399) vermuten lassen. Die Grasknoten wurden deshalb zum Gegenstand näherer Untersuchungen gemacht. Einen Überblick über die Ergebnisse der bisherigen, vor allem anatomischen Studien gibt die Arbeit von Lehmann (I. p. 9 ff.). Die Turgorverhältnisse von Grasgelenken sind auf Grund plasmolytischer Untersuchungen von Pfeffer (IV. p. 398) eingehend beschrieben worden. Die Richtigkeit dieser Angaben konnte ich allenthalben bestätigen. Die von Pfeffer gefundenen und in ihren allgemeinen Zügen von ihm skizzierten (IV. p. 399) normalen Turgorverhältnisse bei *Triticum vulgare* zeigten sich auch mit nur geringen, unwesentlichen Verschiebungen in den Knoten von *Hordeum sativum* und *Secale cereale.* Erwähnt sei noch, daß die Stärkescheide, die das Gefäßbündel sichelförmig umgibt und in vielen Knoten bis an die Innenepidermis der Blattscheide sich erstreckt, etwas geringeren Turgordruck zeigt als die sie umgebenden Parenchymzellen. Deshalb wurden die Turgorverhältnisse nur nach solchen medianen Längsschnitten beurteilt, die die Stärkescheide nicht getroffen hatten. Die Bestimmung des mittleren plasmolytischen Grenzwertes der verschiedenen Gelenke von ein und derselben oder den unter gleichen Kulturbedingungen gewachsenen nachbarlichen Pflanzen wurde durch erhebliche Schwankungen in dem höchsten Turgordruck erschwert (vgl. Pfeffer IV. p. 398). In allen den zahlreichen Fällen, wo Knoten von *Secale cereale* plasmolysiert

wurden, (sie wurden während eines ganzen Sommers demselben Kulturbeete entnommen), lassen die annähernden Mittelwerte mit zunehmendem Alter der Knoten eine allmähliche Turgorsteigerung besonders im interfascicularen Parenchym erkennen. Während beim eben ausgewachsenen, etwa ½ Monate alten Gelenke die in der Mitte der Blattscheide liegenden Zellen des Parenchyms bei 8 % eben beginnende Plasmolyse zeigten, geschah dies in etwa vier Wochen älteren Objekten erst bei 10 %, welcher Wert sich späterhin (Juli) sogar auf 11 % steigerte. Ob diese Turgorzunahme verursacht wird allein durch innere Vorgänge, die auf veränderter Lebenstätigkeit der Zelle im Alter beruhen, ob sie also ein Symptom des Alters ist, oder ob die Turgorhöhe beeinflußt wird durch den infolge der trockenen Jahreszeit eintretenden Wassermangel und die sommerliche Temperaturzunahme, vermag ich nicht zu entscheiden. Obwohl die analoge Erscheinung der Zunahme des Turgors um 0,5 % auch in älteren Gelenken von *Phaseolus*pflanzen beobachtet wurde, die im Gewächshause unter gleichmäßiger Wasserversorgung gezogen worden waren, so ist doch wahrscheinlicher, daß bei den älteren Grasknoten die höhere osmotische Konzentration des Zellsaftes wesentlich durch äußere Einflüsse bedingt ist, weil sie sich im Freien befanden. Verschiebung des Turgorwertes durch äußere Anstöße sucht Copeland (I. p. 22, 25) aus deren Wirkung auf das Wachstum zu erklären, indem Turgorsteigerung erst als Folge der durch äußere Anstöße veranlaßten Wachstumshemmung eintritt. Wenn dies auch meist der Fall ist, so bestätigt doch die Zunahme des Turgors in den älteren, längst ausgewachsenen Grasgelenken die Ansicht Pfeffers (IV. p. 303), daß auch bestimmte Turgorveränderungen ebenso wenig wie Turgorschwankungen notwendig an Wachstumstätigkeit gebunden sind, sondern vielfach durch äußere Reize direkt bewirkt werden können. Auf diese Beobachtungen führte die Untersuchung der normalen Turgorverhältnisse von Grasknoten. Sie mußte zur Beurteilung derjenigen bei gekrümmten bezw. an der Krümmung verhinderten Grasknoten vorher ausgeführt werden. Die Plasmolyse der normalen und gekrümmten Knoten ergab folgende Werte für das Blattscheidenparenchym (vom Rande nach innen zunehmend):

Pflanze	Normaler Knoten %	Gekrümmter Knoten %	Krümmungswinkel	Versuchsdauer
Secale cereale	6—10	o 6—10 u 6—9	47°	2½ Tg.
Hordeum sativum				
a) Jüngere Knoten	6—8	o 6—8 u 6—7,5	40°	1 Tg.
b) Ältere Knoten	6—10	o 6—10 u 6—9	54°	2 Tg.

Ergänzend sei bemerkt, daß in den unmittelbar unter der Außenepidermis der Konvexseite gelegenen Zellen die Turgorkraft gegenüber dem normalen Wert noch erheblicher (1,5 %) zurückgegangen ist.

Bei den gekrümmten Grasknoten steigt also die Differenz zwischen Ober- und Unterseite, hervorgerufen durch den Rückgang des Turgors auf der letzteren, bis 1% Salpeterwert. Um einen so großen Unterschied auszugleichen, muß die regulatorische Tätigkeit in der Pflanze ansehnlich gesteigert werden. Es scheint sogar, als ob bei den Grasknoten der gleiche Turgordruck beiderseits überhaupt nicht völlig wiederhergestellt wird: Knoten von *Hordeum,* die in vier Tagen bis 85° gekrümmt waren und in dieser ausgekrümmten Lage noch acht Tage gelassen wurden, zeigten nach dieser Zeit immer noch die Differenz von nahezu 1%. Vielleicht kann aus den noch folgenden Erörterungen das Ausbleiben der ausgleichenden Turgorregulation speziell bei *Hordeum* erklärt werden.

b) Turgorverhältnisse bei in horizontaler Lage gehaltenen Knoten von *Hordeum* und *Secale.*

1. Bei einseitiger Schwerkraftsreizung.

Bei der Aufkrümmung der Grasknoten wurde ein höherer Turgor auf der Unterseite nicht beobachtet. Pfeffer fand nun beim eingegipsten und horizontal gelegten *Hordeum*-Knoten auf der erdwärts gewandten Hälfte eine Turgorsteigerung um 1—2 Salpeterprozent. Der Versuch wurde zunächst wiederholt und bei *Secale cereale* erstmalig ausgeführt. Außerdem wurde ein sich krümmender Knoten in veränderter Lage eingegipst und untersucht (Versuch I und II).

Versuch I.

Nachdem die Grasknoten allseitig mit einem Gipsverbande versehen worden waren, wurden sie im feuchten Sande horizontal gelegt. Ferner wurden stets noch zwei andere Knoten ausgewählt, die dem eingegipsten im Alter und Aussehen möglichst gleich waren. Der eine wurde aufrecht in den Sand gesteckt (an ihm sollten die jeweiligen normalen plasmolytischen Grenzwerte [vgl. ob. p. 178] bestimmt werden), der andere dagegen horizontal. Nach drei bis fünf Tagen wurde der Krümmungswinkel (ca. 40°) des letzteren gemessen, die beiden anderen Stengelgelenke plasmolytisch untersucht. Aus den Grenzwerten ergibt sich, daß auch beim Stengelknoten von *Secale* eine Turgorsteigerung wie bei *Hordeum* unterseits eintritt. Die Zunahme der osmotischen Energie der Unterseite beträgt ca. 2% Salpeterwert. Bemerkenswert ist, daß oft die Steigerung des Turgordruckes von der erdwärts gewandten Blattscheidenhälfte aus auch auf einige unter der Innenepidermis gelegene Zellen der oberen Hälfte sich erstreckt. In älteren gehemmten Knoten, die, wie erwähnt, normal einen etwas höheren Turgordruck aufweisen, ist die Differenz zwischen Ober- und Unterseite geringer, bis sie zuletzt überhaupt nicht mehr beobachtet werden kann, trotzdem die Stengelgelenke noch krümmungsfähig sind. Obwohl ältere Stengel sich wesentlich langsamer krümmen, so wurden nach zwei bis drei Tagen immerhin noch Krümmungswinkel von 20—30° gemessen. Wenn in älteren Knoten kein Unterschied im Turgordruck zwischen Ober- und Unterseite beobachtet

werden kann, so kann dies entweder die Folge allseitiger Turgorzunahme oder des Ausbleibens der einseitigen Turgorreaktion sein. Dies zu entscheiden, ist durch die normalerweise schon bestehenden individuellen Differenzen im plasmolytischen Grenzwert und der mit zunehmendem Alter eintretenden allgemeinen Turgorerhöhung sehr erschwert. Nach meinen Erfahrungen, die aus zahlreichen vergleichenden Untersuchungen von normal gestellten und horizontal eingegipsten Knoten gewonnen wurden, tritt bei den älteren, aber noch krümmungsfähigen Stengelknoten von *Hordeum* und *Secale* die unterseitige Turgorsteigerung nicht mehr ein, sondern die höhere osmotische Altersenergie des Knotens scheint für das Zustandekommen einer Krümmung auszureichen. Ebenso wie bei voller mechanischer Hemmung der älteren, jedoch noch aktiven Knoten, ist auch in solchen Knoten die Turgorschwellung nicht zu beobachten, in denen die Aktionsfähigkeit nicht mehr vorhanden ist, so daß sie selbst nach achttägiger Horizontallage keine Krümmung ausführen können. Sie ist also bei den Grasknoten nicht nur auf bestimmte Gattungen beschränkt, sondern auch abhängig von der durch das Alter modifizierten Aktionsfähigkeit des Knotens. Ein weiterer einschränkender Gesichtspunkt für die Beurteilung der Turgorreaktion wird sich noch fernerhin ergeben.

Versuch II.

Ich ließ zwei Knoten von *Hordeum* eine Krümmung von 40° ausführen, gipste dann den einen in der Weise ein, daß er auf seinem Scheitel (Knoten) stand, und die Krümmungsebene die Horizontalebene senkrecht schnitt. Dieselbe Stellung wurde dem andern auch gegeben, ohne ihn einzugipsen. Er lag beiderseitig auf ausgekehlten Wachsblöcken, die den Seitenwänden eines Gestells aufgeklebt worden waren und eine Lageänderung des Stengelstückes verhinderten. Nach acht Tagen hatte sich der Krümmungswinkel durch geringes Aufkrümmen der Halmenden nach der Vertikalen zu sehr wenig, um ca. 8°, vergrößert. Das Resultat war folgendes: An dem letzten Knoten besteht dieselbe Turgordifferenz von 1% fort, die bei der ersten Krümmung durch Rückgang des Turgors auf der Konvexseite hervorgerufen worden war. Konvex- und Konkavseite des anderen (eingegipsten) Knotens zeigten dieselben osmotischen Werte. Da vor dem Eingipsen des gekrümmten Knotens ebenfalls der Turgordruck auf der Konvexseite um ca. 1% Salpeter geringer war, so ist demnach der Unterschied nach acht Tagen durch eine Erhöhung des Turgordruckes auf der erdwärts gerichteten Flanke um 1% wieder ausgeglichen worden. Nach 48stündigem Eingipsen ist dagegen die unterseitige Turgorschwellung noch nicht beendet, denn bei einem *Hordeum*knoten, der solange in der angegebenen Weise eingegipst lag, wurde auf der Konvexseite ein um 0,5% geringerer plasmolytischer Wert als auf der Konkavseite ermittelt. Bei dem Ausgleich im Gipsverband handelt es sich um eine Erhöhung der osmotischen Energie, die durch einen besonderen Reizanstoß in den Zellen der Unterseite veranlaßt sein muß, und nicht um die gewöhnliche regulatorische Tätigkeit der Pflanze. Dies geht daraus

hervor, daß der in gleicher Lage gehaltene, nicht eingegipste Knoten die Differenz noch unverändert zeigt.

Beide Versuche lehren, daß auf der Unterseite eines eingegipsten Knotens eine Turgorschwellung stattfindet. Die Ursache dieser Reaktion könnte die durch die Gipshülle bewirkte volle Hemmung des Wachstums sein (vgl. Pfeffer IV. p. 292 und Hegler I. p. 411), weil in der Gipshülle besonders die konvex werdende Hälfte des Scheidengelenkes, die bekanntlich die größte Aktivität im Wachstum entwickelt, gehemmt wird. Bis zu einem gewissen Grade ist dies wohl sicher der Fall, allein die Erfahrungen Pfeffers an *Triticum*gelenken (s. ob. p. 165), die doch im Bau, in den normalen Turgorverhältnissen und in der geotropischen Reaktionsfähigkeit mit denen von *Hordeum* und *Secale* durchaus übereinstimmen, lassen vermuten, daß bei *Hordeum* und *Secale* neben der Wirkung der Wachstumshemmung noch ein besonderer Einfluß auf den Turgor vorliegt. Darum gilt es zunächst jene auszuschließen und zu sehen, ob eine Turgorschwellung auf der Konvexseite dann noch eintritt, wenn der Knoten nur an der Aufkrümmung verhindert wird.

Versuch III.

Zu diesem Zwecke wurde der Halm von zwei Seiten mit Gipsgüssen versehen, so daß der Knoten allein zwischen ihnen ausgespart blieb. Nach acht Tagen Horizontallage war eine ansehnliche Hervorwulstung auf der unteren Seite eingetreten [vgl. Pfeffer (IV. p. 396)]. Bei den plasmolytischen Untersuchungen konnte keine Differenz zwischen Ober- und Unterseite konstatiert werden. Die in Versuch I und II gefundene unterseitige Turgorzunahme von 1—2% tritt bei solcher Versuchsanordnung nicht ein. Die Vermutung, daß beim eingegipsten Knoten die einseitige Turgorschwellung allein durch die Wachstumshemmung bedingt ist, bestätigt sich also. Übrigens spricht für dieses Ergebnis auch eine Beobachtung Pfeffers, nach der bei *Hordeum* die Turgorschwellung um so ansehnlicher wird, je höher der zu überwindende Widerstand, das ist eben der das Wachstum hemmende Faktor, ist.

Die zuletzt ermittelten plasmolytischen Werte können nur dann richtig beurteilt werden, wenn sie mit den früheren verglichen werden, und zwar sowohl mit denen, die beim Eingipsen des Knotens in horizontaler Lage, als auch mit denen, die bei realisierter Krümmung gefunden wurden.

1. Wachstum + Krümmung realisiert: unterseits — 1% des normalen Wertes.
2. Wachstum + Krümmung gehemmt: unterseits + 1—2% des normalen Wertes.
3. Krümmung gehemmt: unterseits kein Unterschied gegenüber normal.

Da bei den Grasknoten, wenn Wachstum und Krümmung erfolgen können, auf der Unterseite immer ein Rückgang des Turgors von 1% eintritt, so

hat die auf beiden Seiten gleiche und normale Höhe des Turgors, die bei Krümmungshemmung beobachtet wurde (Fall 3), für die Unterseite die Bedeutung einer Turgorsteigerung.

Diese Turgorsteigerung muß irgend eine Ursache haben. Sie kann zunächst immer noch auf Wachstumshemmung beruhen; denn ganz ist jedenfalls das Wachstum nicht gestattet bei partieller, den Knoten freilassender Eingipsung. Es läßt sich aber auch in der Erhöhung des Turgors sehr wohl eine direktere geotropische Reizwirkung vermuten. Was die erstere Ursache betrifft, das nicht ganz gestattete Wachstum, so kann einmal die partielle Gipshülle an sich und zum andern die inaktive Oberseite des Knotens wachstumshemmend wirken. Da nämlich diese Flanke für ihre ansehnlich wachsende Gegenseite die Bedeutung einer Widerlage hat, so hat deswegen die Unterseite eine Außenleistung zu übernehmen, nämlich die Zugspannung der Oberseite, diese könnte sehr wohl mit einer Turgorschwellung verbunden sein (vgl. Pfeffer, IV. p. 401). Aber bloß durch die minimale Wachstumshemmung kann jene Erhöhung (cf. Fall 3) nicht hervorgerufen sein; denn sie ist faktisch viel größer, wie im folgenden dargelegt werden soll, so groß nämlich, daß jene minimale Wachstumshemmung als alleinige Ursache nicht in Frage kommt.

Um einen richtigen Begriff über die wahre Höhe derselben zu gewinnen, muß die Erniedrigung des Turgors, die bei der ausgeführten Krümmung auf der konvexen Flanke eingetreten ist, in Beziehung zur Volumvergrößerung der Zellen gesetzt werden.

Wenn der Turgorrückgang in einer auf der Konvexseite gelegenen Zelle ihrer Volumzunahme nicht entspricht, sondern etwa geringer ist, so ist trotz des niedrigeren normalen Turgorwertes eine Zunahme des Turgors wohl eingetreten, aber sie ist faktisch nicht sichtbar geworden, da die Volumvergrößerung überwiegt. Das Verhältnis zwischen Rückgang des Turgordruckes und Volumzunahme wurde bei einem 54° gekrümmten *Hordeum*-gelenk festgestellt. Die unmittelbar unter der äußeren Epidermis der Blattscheide gelegenen Zellschichten der Ober- und Unterseite eines medianen Längsschnittes wurden mit der gleichen Längeneinheit gemessen. Die ungefähre Bestimmung ergab, daß den 16 Längen der Oberseite 40 Längen der Unterseite gegenüberstanden. Da sich die Konkavflanke bei der Krümmung meist etwas verkürzt hat, so sei das Verhältnis von Konkav- und Konvexkante nicht 16 : 40 = 2 : 5, sondern 1 : 2 [vgl. auch die genaueren Messungen Pfeffers (IV. p. 393), dann auch Barth (I. p. 31)]. Dieses Verhältnis zwischen der Längsausdehnung von Ober- und Unterseite besteht ohne weiteres auch für die Volumina der dort gelegenen Zellen, da in den Grasknoten das wiedererweckte Wachstum nicht durch Zellteilung erfolgt, sondern durch Streckung der schon vorhandenen Konvexzellen, und zwar nur durch Längsstreckung. Da im vorliegenden Falle die konvex gewordene Seite um ihre normale Länge zugenommen hat, so muß sich das Volumen einer einzelnen Zelle verdoppelt haben. Unterbliebe nun jede Mehrproduktion osmo-

tisch wirkender Substanzen, die entweder durch Selbstregulation oder andere Reize eingeleitet wird, so würde, die Wasseraufnahme vorausgesetzt, die Konzentration des Zellsaftes um die Hälfte sinken. Die Zellen unter der Epidermis zeigen vor der Krümmung etwa 7 % Salpeterwert, nach der Krümmung müßten sie also 3,5 % aufweisen. Die Plasmolyse ergab aber mindestens 6 %, darum sind 2,5 % durch Mehrproduktion osmotischer Stoffe gebildet worden. Für diese Leistung kann die gewöhnliche Turgorregulation der Zelle nicht in Betracht kommen, sondern sie ist auf einen besonderen Reizanstoß zurückzuführen. Dieser könnte sehr wohl die Schwerkraft sein.

Die eben erörterte Turgorschwellung um etwa 2,5 % auf der Unterseite ist, wie überhaupt, so auch beim Ergebnis des Aussparungsversuches (3. Fall) zu berücksichtigen. Demgemäß beträgt die Gesamtsteigerung des Turgors der Unterseite etwa 3 %, erreicht also eine Höhe, die nur als Kombinationserfolg aufgefaßt werden kann, resultierend möglicherweise aus dem Einfluß der vielleicht vorhandenen, aber sicher minimalen Wachstumshemmung einerseits und des geotropischen Reizes auf den Turgor anderseits. Wenn diese Schwellung tatsächlich durch den einseitigen Schwerkraftsreiz hervorgerufen ist, so muß dies die Turgorverteilung bei Klinostatendrehung verglichen mit der in den vorhergehenden Versuchen beobachteten erkennen lassen; für die Beurteilung der Turgorverhältnisse am Klinostat ist nur beachtenswert, daß durch die Rotation bei den Grasknoten allseitiges Wachstum erweckt wird, wie Elfving (1) fand. Um dieses auszuschalten, wurden in einem Versuche die Knoten auch im eingegipsten Zustande rotiert.

2. Die Grasknoten von *Hordeum* und *Secale* am Klinostaten.

Versuch IV.

Grashalme wurden in einen angefeuchteten Torfmullwürfel gesteckt, nachdem er auf einer Korkplatte befestigt worden war. Gleichzeitig diente diese Platte als Verschluß eines innen mit feuchtem Fließpapier ausgelegten Glaszylinders, der über die Knoten gestülpt wurde. Damit heliotropische Einflüsse ausgeschaltet würden, wurde der Zylinder mit schwarzem Kartonpapier umhüllt. Nach sechstägiger Rotation bei halbstündiger Umdrehungszeit waren die meisten Knoten ca. 1—2 mm gewachsen.

Pflanze	Normaler Knoten % Salp.	Knoten am Klinostaten			
		mm	% Salp. gewachsen	% Salp. eingegipst	
Secale cereale	6—11	1	8—12	8—13	Turgor auf beiden Seiten gleich.
Hordeum sativum	6—10	0	9—11	9—13	
		1	8—12		
		2	8—12		

Diese Werte zeigen zunächst die gleiche Höhe des Turgors auf beiden Seiten an, sodann die allseitige Zunahme desselben. Der osmotische Wert

des gleichsituierten Parenchyms in den eingegipsten Knoten übertrifft nämlich denjenigen in den normalen um 2—3 %. Da nur eine geringe Wachstumshemmung vorliegt (Zuwachs beträgt höchstens 2 mm), so ist ein solcher Unterschied auffallend und läßt, außer der Wachstumshemmung noch eine andere Ursache der Turgorschwellung vermuten, die durch die Klinostatendrehung erst wirksam wird. Diese Vermutung wird bestätigt durch die am Klinostat wachsenden Knoten. Denn sie zeigen immerhin noch eine allseitige und ansehnliche Anschwellung des normalen Turgors.[1])

Da die osmotischen Werte von Ober- und Unterseite im Stengelgelenk von *Hordeum* und *Secale* am Klinostaten gleiche Höhe haben, während beim Horizontallegen derselben eine einseitige Erhöhung stattfindet, so muß am Klinostaten ein ausgleichender Einfluß sich geltend machen. Da dieser am Klinostaten statthat, wo doch der einseitige Schwerkraftsreiz eliminiert ist, der im anderen Falle einseitig wirken konnte, so scheint jener ausgleichende Einfluß geotropischen Ursprungs zu sein.

Freilich ist an obigem Ergebnis bemerkenswert, daß auf beiden Seiten eine Erhöhung des Turgors eingetreten ist. Eine den Turgordruck erhöhende Wirkung der Klinostatendrehung ist nicht ausgeschlossen, da sie auch, wie weiter unten mitgeteilt wird, an anderen Objekten beobachtet werden konnte, wo einfachere Verhältnisse vorliegen als bei den Grasknoten; denn eindeutig sind die Klinostatenversuche bei den Grasknoten nicht, da am Klinostaten Wachstum erweckt wird. Es muß demnach in der allgemeinen Erhöhung durchaus nicht eine unmittelbare Wirkung der Schwerkraft vorliegen, sondern es könnten auch mit dem allseitigen Wachstum verbundene korrelative Einflüsse eine Turgorschwellung verursachen. Doch der Umstand, daß auch in dem am Klinostaten zufällig nicht gewachsenen Knoten von *Hordeum*, wo also korrelativer Einfluß eines wieder aufgenommenen Wachsens nicht in Frage kommt, ebenfalls eine allseitige Turgorzunahme beobachtet wurde, berechtigt immerhin zu der Annahme, daß in jener eine unmittelbare, infolge der Drehung allseitige Schwerkraftwirkung vorliegt.

Was nun die Turgorzunahme in den am Klinostaten wachsenden Knoten selbst betrifft, so hängt ihre Höhe von der Größe des wiedererweckten Wachstums ab. In dem am meisten gewachsenen Knoten ist jene in allen Zellen nicht mehr so ansehnlich, aber doch noch deutlich genug vorhanden. So würden Skizzen, welche die im Längsschnitt herrschende Turgorverteilung z. B. von 10 % veranschaulichen, zeigen, wie bei einem Wachstum von 0 mm, 1 und 2 mm die Insel der höheren osmotischen Konzentrationen

[1]) Meine Beobachtung widerspricht deshalb der von Hegler (I. p. 410), nach der keine Steigerung des Turgors durch Vergleich des plasmolytischen Turgorwertes am Klinostat mit dem normalen nachzuweisen war. Im übrigen muß den Ausführungen Heglers an dieser Stelle trotz der widersprechenden Beobachtung zugestimmt werden.

(10—12 %) allseitig immer mehr nach der Mitte der Blattscheide zu an Fläche verliert.

Die unterseitige Anschwellung des Turgors im *Hordeum*gelenk könnte bei der geotropischen Nutationskrümmung eine doppelte Aufgabe haben. Entweder liefert sie die Betriebskraft, oder sie stellt einen mitwirkenden, den Verlauf der Krümmung beschleunigenden Faktor dar. Ersteres ist nach Pfeffers Untersuchungen (IV. p. 405, 416) für die Grasknoten ausgeschlossen. Außerdem müßte die geotropische Turgorreaktion, wenn sie wirklich die auslösende Ursache wäre, stets vor dem ersten sichtbaren Erfolg des Umlegens als wirkliche Steigerung des Normalturgors in der erdwärts gerichteten Flanke erscheinen. Sie tritt aber immer erst im Verlauf der Krümmung ein. Beim eingegipsten *Hordeum*gelenk begann der osmotische Wert der Unterseite erst nach 15 Stunden Horizontallage zu steigen, während der freie Knoten in derselben Zeit bereits 20° gekrümmt war. Die Plasmolyse von Knoten, die 6, 12, 13 und 14 Stunden im Gips horizontal gelegen hatten, ließ auf beiden Seiten noch gleiche Turgorverteilung erkennen, obwohl die geotropische Krümmung am freien Knoten schon nach $2^1/_2$ Stunden in die Erscheinung trat.

Wenn die geotropische Turgorreaktion auch nicht die Ursache ist, so ist sie doch nicht ohne Bedeutung. Gerade in jüngeren und mittelalten Knoten, wo sie nur nachgewiesen werden konnte, beschleunigt sie die Krümmungsbewegung, bei der übrigens ansehnliche statische Momente zu bewältigen sind (vgl. Pfeffer IV. p. 410). In älteren Knoten, deren Aktivität mit zunehmendem Alter überhaupt abnimmt, wird der osmotische Druck nicht mehr erhöht.

c) Turgorverhältnisse in anderen eingegipsten Grasknoten.

Nach diesen Darlegungen erhebt sich die Frage, ob die durch Schwerkraft hervorgerufene einseitige Turgorerhöhung in den Gelenken von *Hordeum* und *Secale* auch bei andern Grasknoten eintritt. Schon Pfeffer verneint sie bei *Triticum vulgare, Tr. spelta* und *Tr. polonicum*, sowie bei *Glyceria spectabilis*. Sehr viele Grasknoten, so z. B. diejenigen von *Agropyrum, Bromus, Festuca, Poa, Melica, Holcus* u. a. erwiesen sich für die Plasmolyse insofern als ungeeignet, als die minimale Abhebung, wenn sie überhaupt beobachtet werden kann, entweder nur in wenigen zerstreut liegenden Zellen eintritt, meist nur in dem am oberen Ende des Knotens gelegenen Übergangsgewebe, oder erst bei sehr hohen Konzentrationen (über 20 Salpeterprozent). Da ferner in einigen Zellen bei Behandlung mit Anilinblau ein Eindringen des Farbstoffes in den Zellsaft beobachtet werden konnte, so war der lebende Zustand des Plasmas solcher Zellen in Frage gestellt, und deshalb waren die Knoten für die Beurteilung des osmotischen Druckes und etwaiger Veränderung desselben nach horizontaler Fixierung wenig brauchbar. Nicht unerwähnt sei, daß in den Gelenken, wo die Zellen des Parenchyms wenig zuverlässige Ergebnisse in bezug auf den

plasmolytischen Grenzwert lieferten, dennoch meist die Stärkescheide, die nach den Untersuchungen von Němec (I. p. 168) u. a. für die Perzeption des geotropischen Reizes von Bedeutung ist, die Plasmolyse schon bei etwas niederer Konzentration deutlich erkennen ließ (vgl. auch ob. p. 177). Meine plasmolytischen Bestimmungen muß ich auf 8 Grasknoten beschränken, von denen die eine Hälfte die einseitige Turgorzunahme in annähernd derselben Höhe zeigt, wie der *Hordeum*knoten, der andere Teil aber eine Differenz zwischen Ober- und Unterseite nicht aufwies. Es gehören in die erste Gruppe: *Corynephorus canescens, Trisetum distichophyllum, Phalaris arundinacea, Hordeum distichum*, in die zweite Gruppe: *Alopecurus pratensis, Brachypodium pinnatum, Arrhenaturum elatius* und *Avena brevis.* Als einwandfrei und unwiderleglich sind solche Befunde, obwohl sie aus mehreren gleichaltrigen Objekten gewonnen wurden, jedoch nicht zu bezeichnen. Das verbieten die Erfahrungen an *Alopecurus* und *Trisetum.* Während ein Knoten der ersten Gattung (Gruppe II) eine kleine Differenz (auf der Unterseite waren weniger Zellen plasmolysiert als oben) erkennen ließ, blieben bei einem der letzteren (Gruppe I) die normalen Turgorverhältnisse unverändert, als derselbe eingegipst horizontal gelegt wurde. Aus solchen individuellen oder Rasse-Eigentümlichkeiten, möglicherweise auch aus dem Alter der untersuchten Knoten erklärt sich der Umstand, daß ich bei *Triticum vulgare* nach 3, $3^1/_2$, 4, 5 und 9 tägigem Eingipsen einen Turgorunterschied fand.

D. Turgorverhältnisse bei den tropistischen Variationskrümmungen.

I. Das Gelenk von Phaseolus.

a) Einseitige Schwerkraftswirkung infolge Inversstellung.

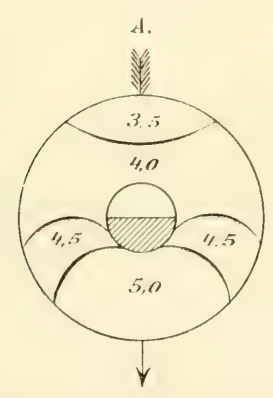
1. Wiederholung der Versuche Hilburgs.

Versuch I.

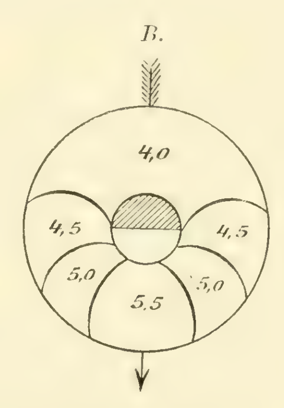
Geotropische Krümmung eines Blattgelenkes von Phaseolus multiflorus.

Ehe die während der Krümmung eingetretene Veränderung in den Turgorverhältnissen eines Gelenkes von *Phaseolus* festgestellt werden konnte, mußte die Verteilung des Turgors eines in Tagstellung befindlichen Gelenkes untersucht werden. Als besonders günstige Objekte erwiesen sich die Gelenke der beiden ersten Laubblätter (Primärblätter) von *Phaseolus*, d. h. die Gelenke zwischen Blattstiel und Lamina. Denn hierbei kann das Ergebnis eines Versuches mit den vorher obwaltenden Verhältnissen an ein und derselben Pflanze verglichen werden. Das ist möglich, weil die beiden Blattgelenke eines Blattpaares annähernd den gleichen Turgor besitzen. Die anatomischen Verhältnisse eines solchen Gelenkes sind eingehend von Pfeffer beschrieben worden (II. p. 157, Abbildung p. 3). Übereinstimmend mit Hilburg fand auch ich einen mittleren plasmolytischen Grenzwert von

4,0—4,5 Salpeterprozent für ein Gelenk. Doch bestehen stets schon im normalen Gelenk[1]) Turgordifferenzen zwischen der oberen und unteren Hälfte. Ich möchte dies gegenüber den Befunden Hilburgs betonen, der nur zweimal in seinen zahlreichen Angaben einen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite konstatiert. Skizze *A* veranschaulicht die Verteilung des Turgors im schematisierten Querschnitte eines Gelenkes. Nachdem das eine Blatt zum Zwecke der Untersuchung von der normal stehenden Pflanze abgenommen worden war, wurde der Stiel des anderen Blattes durch einen an der Stengelstütze befestigten Draht unverrückbar fixiert, damit die geotropische Krümmung des Blattstielgelenkes verhindert und die des Blattgelenkes um so ansehnlicher würde, wenn hierauf die ganze Pflanze umgekehrt wird. [Abbildung bei Pfeffer (VI. p. 509) und Sachs (I. p. 105)]. Um dabei ein Herausfallen von Erde zu vermeiden, wurden die Töpfe mit Gaze überspannt. Wie sich während dieser Zeit die Turgorverhältnisse im Gelenk verschoben haben, zeigt Skizze *B*:



Schematisierter Querschnitt durch das Blattgelenk von *Phaseolus multiflorus* in normaler Stellung, um die Turgorverteilung zu zeigen. Der Pfeil gibt die Richtung der Schwerkraft an. Die Zahlen geben den plasmolytischen Grenzwert an. Der innere Kreis stellt den Querschnitt des Gefäßbündels dar. In ihm ist immer die morphologisch untere Gelenkhälfte schraffiert.



Desgl., nachdem die Pflanze drei Tage lang umgekehrt worden war. Auf der morphologischen Unterseite (schraffiert im Gefäßbündel) ist eine Senkung, auf der Gegenseite eine Erhöhung des Turgors erfolgt.

In der oberen Gelenkhälfte ist die Turgorkraft nach dem Umkehren um 0,5—2% gestiegen, in der antagonistischen Seite dagegen von der Mitte nach dem Rande zu gesunken, und zwar in den links und rechts von der Vertikalen liegenden Randzellen bis zu 1%. Die mittleren osmotischen

[1]) Unter „normalem Gelenk" ist immer das Gelenk in Tagstellung zu verstehen.

Werte[1]) betragen im einzelnen: Beim normalen Gelenk 4% in der oberen, 4,5% in der unteren Hälfte; nach Inversstellung 5,0% oben, 4,5% unten; die Turgorsteigerung beträgt im Mittel 1% Salpeter, die Erniedrigung 0,5%. Die Zunahme der Turgorkraft um 1% Salpeter, die nach dem Umkehren auf der Unterseite eintritt, ist nach Pfeffer (VI. p. 660) zur Realisierung der Krümmung vollkommen ausreichend.

Versuch II.

Heliotropische Krümmung eines Blattgelenkes von Phaseolus multiflorus.

Der analoge Erfolg für die Turgorverhältnisse wird bekanntlich erzielt, wenn ein einseitig verstärkter Lichtreiz das Gelenk trifft. In den von mir angestellten Versuchen vollzog sich aber die heliotropische Reaktion viel langsamer als die geotropische, möglicherweise auch deshalb, weil bei meiner Versuchsanordnung der allseitige Lichtreiz nicht ausgeschaltet wurde. Nachdem nämlich das eine Blatt zur Plasmolyse abgenommen worden war, wurde das Gelenk des gegenüberstehenden durch einen Spiegel von unten stärker beleuchtet, über seine obere Seite wurde schwarzes Papier durch eine Klammer gehalten.

Die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchung erweisen, daß die Turgorenergie, wie bei den Variationsbewegungen überhaupt, so auch bei den tropistischen Variationskrümmungen wesentlich beteiligt ist, ihre Veränderung scheint sogar — die konstante Elastizität der Wandungen vorausgesetzt — die Ursache der tropistischen Reaktionen zu sein. Diese Bedeutung kann ihr nur dann zukommen, wenn jene in dem Maße eintritt, wie die Krümmung beginnt und fortschreitet. Zahlreiche Untersuchungen von *Phaseolus*gelenken bestätigen dies auch. Stets findet die Krümmungsbewegung erst dann statt, wenn der Turgorwechsel eingeleitet ist, niemals wurden gekrümmte Gelenke gefunden, die die gekennzeichnete Turgorverschiebung nicht gezeigt hätten, und in den Fällen, wo letztere durch Temperaturerniedrigung sistiert wurde, trat auch keine Krümmung ein. Bemerkenswert ist, daß die Turgorreaktion selbst dann nicht unterbleibt, wenn ältere Pflanzen umgekehrt werden, sie tritt noch ein, wenn die Blätter schon Absterbungserscheinungen erkennen lassen. Demnach unterscheidet sie sich wesentlich von der bei einigen Grasknoten beobachteten Turgorschwellung, die weder Ursache der Krümmung war, noch bei älteren Objekten sich einstellte.

Ein näheres Studium des zeitlichen Eintritts des Turgorwechsels war nicht nur wegen der Frage nach seiner Bedeutung erwünscht, sondern konnte möglicherweise von Belang sein für die andere Frage, in welcher Weise die Turgorveränderung zustande kommt. Diese stellt sich dar als

---

[1]) Bei der Berechnung der mittleren Werte ist die Anzahl der Zellen berücksichtigt, die auf dem Querschnitte bei der betreffenden Konzentration die beginnende Plasmolyse zeigten.

Senkung in der einen, Erhöhung des Turgors in der antagonistischen Gelenkhälfte. In beiden Fällen können verschiedene Ursachen zugrunde liegen (vgl. Pfeffer III. p. 221). Sie lassen sich zusammenfassen, zunächst in solche Vorgänge, die nur innerhalb der Zelle zwecks Veränderung der darin gelösten Stoffe sich abspielen, und weiterhin in solche, die sich auch auf die Umgebung der Zelle erstrecken, insofern, als es sich um Ausgabe oder Aufnahme von löslichen Stoffen handelt, die eine Senkung bezw. Erhöhung des Turgors veranlassen. Durch solche Wanderung der osmotischen Substanzen ist auch ein gegenseitiger Turgorwechsel zwischen benachbarten Geweben ermöglicht, da von den einen Zellen aufgenommen werden kann, was die andern abgegeben haben. Unter solcher Voraussetzung geht dann stets der Zunahme auf einer Seite eine Abnahme auf der andern voraus. Eine gegenseitige Abhängigkeit könnte nun auch bei der Turgorvariation zwischen der oberen und unteren Gelenkhälfte von *Phaseolus* bestehen. Darum wurde in den Versuchen das Augenmerk darauf gerichtet, ob die beiden Reaktionen gleichzeitig nebeneinander herlaufen, oder ob sie zeitlich aufeinander folgen.

2. Näheres über Eintritt, Verlauf und Bedingungen der Turgorreaktion.

Versuch III.

Eintritt des Turgorwechsels in den Gelenken von Phaseolus multiflorus.

Die folgenden Werte wurden übereinstimmend in drei Gelenken gefunden.[1])

Dauer der Umkehrung:	Erniedrigung auf der morph. Unter- (konkav werdenden) Seite in % Salpeterwert:	Erhöhung auf der morph. Ober- (konvex werdenden) Seite in % Salpeterwert:
1/2 Stunde	0	0
1 "	0	0
1 1/2 "	beginnend	0
2 "	0,5	0
2 1/2 "	über 0,5	beginnend
4 "	1,0	0,5
6 "	1,0	1,0—1,5

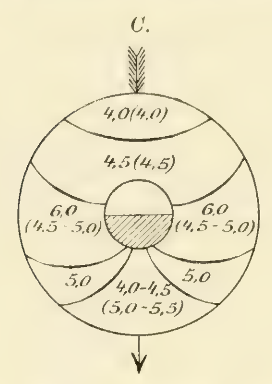
Die Abnahme der Turgorkraft tritt demnach auf der geotropischen Oberseite stets eher ein als die Zunahme in der antagonistischen Hälfte[2]).

[1]) Die Gelenke wurden untersucht, nachdem sie 1/2, 1, 1 1/2 u. s. f. Stunde lang umgekehrt worden waren. Je nach den individuellen Differenzen ist eher oder später ein geotropischer Einfluß auf die Turgorkraft zu bemerken.

[2]) Übrigens sei bemerkt, daß das einseitige Fallen der Turgorspannung durch die Kontrolle der Biegungsfestigkeit nicht nachzuweisen war, die Biegungsfestigkeit des Gelenkes blieb vor und nach der Umkehrung ziemlich konstant (vgl. Pfeffer II. p. 140).

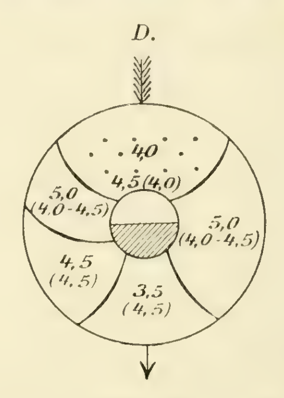
Hiernach kann die Variation der osmotischen Energie zum Teil auf Exosmose osmotischer Substanzen oberseits und deren Aufnahme in die Zellen der erdwärts gewandten Hälfte beruhen. Da jedoch die Erhöhung sehr bald einen größeren Wert erreicht als die entgegengesetzte Reaktion, so scheint in den Zellen der Konvexseite fernerhin eine Neu- und Umbildung osmotisch wirkender Stoffe zu erfolgen. Der Annahme, daß die Konvexseite im ersten Stadium der Reaktion von der konkaven abhängig ist, widerspricht der Umstand nicht, daß der Eintritt der beiden Erscheinungen nicht kurz hintereinander erfolgt. Die dazwischen liegende Zeit (1/2 Stunde) ist wahrscheinlich nötig zur Wanderung der Stoffe. Auch Schwendener (I. p. 204) schließt eine Wanderung osmotischer Stoffe in Gelenken nicht aus. Diese dürfte über die Flanken des Gelenkes erfolgen. Bei geotropischer Reaktion der Gelenke konnte aber niemals in den Turgorverhältnissen der seitlichen Flanken eine Veränderung beobachtet werden, die zwischen dem Eintritt der Senkung und dem Beginn der Zunahme lag. Die durch den Schwerkraftsreiz ausgelöste Reaktion ist wahrscheinlich zu beschleunigt, sodaß es zu keiner Ansammlung der wandernden Stoffe in den flankenseits gelegenen Zellen kommt. Wesentlich langsamer vollzieht sich dagegen die heliotropische Krümmung, und in der Tat konnte ich hier eine Stauung beobachten (Skizze *C* und *D*). Ob diese wirklich in dem sich

C.



Schematisierter Querschnitt durch das Primärblattgelenk von *Phas. multiflorus*, heliotropisch gereizt zwei Tage lang. Der Pfeil gibt hier die Richtung der Krümmung an. Aus den eingeklammerten Zahlen, den normalen Turgorwerten, geht hervor, daß die Senkung auf der morph. Unterseite (Gefäßbündel schraffiert) eingetreten, an den Flanken eine Stauung erfolgt ist.

D.

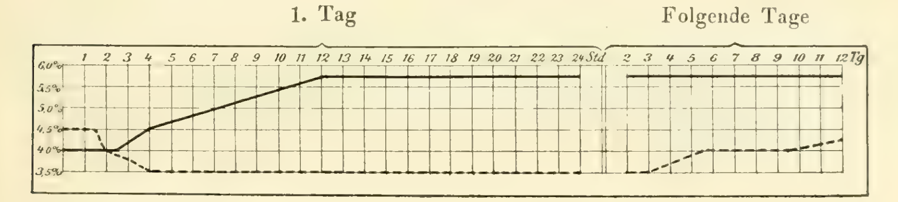


Desgl. von derselben Pflanze, drei Tage lang heliotropisch gereizt. Die Senkung auf der Unterseite (Gefäßbündel schraffiert) ist eingetreten, an Flanken Stauung erfolgt, die Steigerung des Turgors beginnt in der konvex werdenden (oberen) Hälfte.

langsamer abwickelnden Verlaufe der Krümmungsvorgänge begründet war, oder ob der Übergang der Stoffe bei der ob. p. 188 beschriebenen Versuchsanordnung sich deshalb langsamer vollzog, weil die Wanderung aus physi-

kalischen Gründen, nämlich durch die ihr entgegenwirkende Schwerkraft, erschwert war, habe ich experimentell nicht weiter verfolgt.

Im weiteren Verlaufe der geotropischen Krümmung übersteigt die Abnahme der Turgorenergie nicht den Wert von 1 % Salpeter, dagegen findet weiterhin eine Turgorsteigerung statt, die im Mittel 1,5 % Kaliumnitrat äquivalent ist. Nach 10—12stündiger Umkehrung ist die ansehnlichste Turgorhöhe im Gelenk erreicht: um 1,5—2,0 % Salpeterwert ist die osmotische Kraft in der Konvexseite gestiegen. Diese Turgordifferenz zwischen normaler und gekrümmter Gelenkhälfte erhält sich weiterhin in dieser Höhe. Wenigstens konnte sie auch dann noch beobachtet werden, wenn die Pflanze 12—15 Tage lang umgekehrt worden war. Anders bei der Turgorsenkung in der antagonistischen Hälfte: nach 5 Tagen betrug die frühere Erniedrigung von 1,0 % nur noch 0,5 %. Wahrscheinlich wird in einem gekrümmten Gelenke der anfängliche Rückgang der osmotischen Energie auf der Konkavseite bei andauernder Reizlage durch die Turgorregulation allmählich wieder ausgeglichen. Im folgenden ist der Verlauf der geotropischen Reizwirkung auf den Turgordruck graphisch dargestellt. Die Abscissen geben die Umkehrungsdauer, die Ordinaten die Salpeterwerte in Volumprozenten an.



Graphische Darstellung des Verlaufes der geotropischen Turgorvariation von *Phaseolus multiflorus*. ———————— = Turgorkurve in der morph. Oberseite. - - - - - - - - - - = Turgorkurve in der morph. Unter- (konkav werdenden) Seite.

Um nun festzustellen, ob eine Verschiebung und Vermehrung der osmotischen Kraft allein durch die Schwerkraft verursacht wird, wurde experimentell bei *Phaseolus* die Beeinflussung der Turgorreaktion durch verschiedene Außenbedingungen untersucht.

Versuch IV.

Einfluß niederer Temperatur auf die geotropische Krümmung eines Phaseolusgelenkes.

Während die Versuche im allgemeinen bei einer Temperatur von 24 bis 26° C. im Gewächshause ausgeführt worden waren, wurde bei diesem Versuche *Phaseolus vulgaris* zunächst in aufrechter Stellung in den Eisschrank gebracht, wo die Temperatur auf 5,4—6,5° C. (im Sommer) erniedrigt worden war. Nach 5—6 Stunden wurde jedesmal das eine Blatt abgenommen und die plasmolytischen Grenzwerte bestimmt. Hierauf wurden die Pflanzen 6 bezw. 24 bezw. 66 Stunden lang invers gestellt. In keinem

Falle trat eine sichtbare geotropische Krümmung ein. Leider konnte die Versuchsdauer nicht verlängert werden, da die Pflanze nach dieser Zeit zugrunde ging. Aus der plasmolytischen Untersuchung ergab sich, daß infolge der Temperaturerniedrigung die durch Inversstellung herbeigeführte Turgorvariation im Gelenk größtenteils unterbleibt; denn niemals tritt in der erdwärts gewandten Hälfte eine Zunahme der osmotischen Energie ein. Dagegen scheinen diejenigen osmotischen Prozesse, durch welche die oberseitige Abnahme zustande kommt, bis zu einem gewissen Grade eingeleitet zu werden. Besonders deutlich, wie etwa bei den heliotropischen Krümmungen (s. ob. p. 190), ist die Erniedrigung jedoch hier nicht zu sehen. Darum nur beiläufig erwähnt, daß in einem Schnitte bei 66stündiger Umkehrung mehrere an der einen Flanke gelegene Zellen bei 4,0 % keine Plasmolyse zeigten, ohne daß entschieden werden soll, ob diese Erscheinung die Folge einer Stauung der wandernden Stoffe ist. Das Ausbleiben der Turgorreaktion, besonders der Erhöhung trotz des geotropischen Reizes ist im übrigen verständlich, da durch die niedere Temperatur der Stoffwechsel herabgesetzt ist. Die Turgorverhältnisse der normal stehenden Pflanze bleiben im Eisschrank unverändert, ein Verhalten, das auch der Turgor der Cynareenstaubfäden und die Gelenke von *Mimosa* nach Pfeffer (V. p. 75, Anmerk. 2) zeigen. Daß die Temperaturerniedrigung allein und nicht der Lichtmangel im dunklen Eisschrank von hemmendem Einfluß auf die Reaktion ist, erhellt daraus, daß eine Erhöhung des osmotischen Druckes eintritt, wenn die Pflanze bei normaler Temperatur im Dunklen umgekehrt wird (vgl. ob. p. 194).

Versuch V.

Einfluß des Blattgewichtes auf die Turgorverteilung im geotropisch gekrümmten Phaseolusgelenk.

Durch die im Gelenk ausgeführte Krümmungsbewegung wird das Blatt gehoben. Die Bewegungsenergie hat demnach ein statisches Moment zu überwinden. Dieses wurde für ein kräftiges Blatt[1]) von *Phaseolus multiflorus* auf 101,5 g berechnet. Um zu untersuchen, ob diese mechanische Inanspruchnahme wesentlich für die Größe der Erhöhung der Turgorkraft ist, wurden Pflanzen ungefähr $1^1/_2$ Tage lang umgekehrt.

Bei der einen Pflanze wurde das einfache Blatt über dem Gelenk bis auf einen kleinen Stumpf der Mittelrippe abgeschnitten, während bei zwei anderen Pflanzen das Blattgewicht aufgehoben wurde, um einen etwaigen Einfluß des Wundreizes auszuschließen. Aus den plasmolytischen Werten ergibt sich, daß Pfeffers (VI. p. 506) Ansicht in bezug auf die photonastischen Bewegungen, nämlich daß „in der Regel die Bewegungsenergie so ansehnlich ist, daß die aus dem Gewicht des Blattes entspringende, mechanische Inanspruchnahme nicht oder doch nicht wesentlich in Betracht kommt“, auch für die negativ geotropische Krümmung des Gelenkes zu Recht besteht.

[1]) Das Blatt wog 1,822 g, sein Schwerpunkt war 55 mm vom Gelenk entfernt.

Versuch VI.

Turgorverteilung bei Hemmung der negativ geotropischen Krümmung vom Phaseolusgelenk.

Der Versuch wurde an den Gelenken der Blattstiele der einfachen (Primär-) Blätter von *Phaseolus multiflorus* angestellt. Jene Gelenke zeigen nach der Umkehrung die Turgorvariation ebenso wie die Blattgelenke. Während der eine Blattstiel in drei Tagen sich ungehindert ca. 50° aufwärts bog, wurde der gegenüberstehende durch einen unverrückbar fixierten Draht verhindert, sich zu krümmen.

Die Plasmolyse ergab, daß die Außenleistung für die Zunahme der osmotischen Energie im geotropisch gereizten Gelenk nicht in Frage kommt. Damit unterscheidet sich diese Turgorreaktion wesentlich von derjenigen im *Hordeum*knoten. Weil nämlich bei ihm die Turgorschwellung außer durch den mit konstanter Intensität wirkenden geotropischen Reiz auch durch Wachstumshemmung verursacht wird, so wächst sie mit der Größe des zu überwindenden Widerstandes, eben des wachstumshemmenden Faktors; und sie erreicht den größten Wert, wenn die Hemmung total und allseitig erfolgt. Bei den tropistischen Variationskrümmungen wird Turgorsteigerung allein durch den betreffenden Reiz ausgelöst, und ihre Intensität ist im allgemeinen nur von der des Reizes abhängig. Sobald sich das Gelenk in der tropistischen Reizlage befindet, wird, die zur Lebenstätigkeit nötigen, formalen Bedingungen vorausgesetzt, die Turgorreaktion eingeleitet. Dann erst erfolgt die Krümmung, und sie beruht zunächst nicht auf Wachstum, sondern allein auf einseitig vermehrter Zellhautspannung. Wird sie deshalb durch einen unverrückbaren mechanischen Widerstand gehemmt, so kommt Wachstumshemmung für die Turgorerhöhung nicht in Frage. Die Hemmung der Krümmung ist aber von Einfluß auf die Turgorverteilung insofern, als durch sie eine größere Anzahl Zellen des Gelenkes länger in der günstigsten Reizlage gehalten wird, als sonst, wenn bei Ausführung der Krümmung sie allmählich derselben entzogen werden; denn die Wirkung z. B. der Gravitation ist von der Lage des Gelenkes gegen die Vertikale abhängig und ändert sich darum mit der Einkrümmung und zwar für verschiedene Querschnitte in ungleichem Maße. Und so erklärt es sich, daß in den Querschnitten eines an der geotropischen Krümmung verhinderten Gelenkes die höchste Turgorschwellung auf eine größere Anzahl von Zellen der erdwärts gewandten Hälfte sich erstreckte.

Weil der Turgorwechsel im Gelenk stets dann eintritt, wenn die Pflanze umgekehrt, d. h. zur Richtung der Schwerkraft in eine andere Lage gebracht wird, so wurde in den vorstehenden Beobachtungen schlechthin angenommen, daß er durch die Reizwirkung der Gravitation verursacht sei. Da die Turgorsteigerung in sämtlichen der in beträchtlicher Anzahl untersuchten Gelenke sich nicht wesentlich entfernt von dem Mittelwerte 1,5% Kalisalpeter (= 5,25 Atmosphären), so folgt, daß die Turgorzunahme — zwischen der Größe des Reizanstoßes und der Größe der Reaktion ein direktes Verhältnis vorausgesetzt — die Wirkung eines in seiner Intensität ziemlich konstant

bleibenden Reizes ist. Da nun in der Gravitation wirklich ein Reiz von solcher Beschaffenheit vorliegt, und die Turgorkraft dann eine Erhöhung erfährt, wenn die Pflanze invers gestellt wird, so wird die Schwerkraft als Ursache im höchsten Grade wahrscheinlich. Weitere Belege dafür, daß die Reizreaktion der osmotischen Energie tatsächlich eine geotropische ist, sollen im folgenden beigebracht werden.

Zunächst sei erwähnt, daß der Wechsel der Turgorkraft nach einer Lageveränderung des Gelenkes stets zwischen der zenith- und erdwärts gewandten Hälfte eintritt, und zwar erfolgt die Zunahme des Turgors immer in dem erdwärts gewandten Teile. Auch in solchen Gelenken, die bei ihrer negativ geotropischen Krümmung tordiert waren (vgl. Pfeffer II. p. 150), wurde der höchste osmotische Wert immer an der geotropischen Unterseite gemessen. Je näher nun der zu betrachtende Querschnitt an der Blattlamina liegt, um so weiter entfernt von der morphologischen Unterseite war die Erhöhung eingetreten. Dies konnte beobachtet werden, weil das Gelenk von *Phaseolus* ausgesprochen dorsiventral gebaut ist, so daß auf dem Querschnitte die morphologische Ober- und Unterseite deutlich hervortritt. Es sind demnach bei *Phaseolus* nicht bloß die dorsiventral gelegenen Zellkomplexe befähigt, ihren Turgordruck zu variieren. Das folgt auch aus der plasmolytischen Untersuchung eines solchen Gelenkes, das nicht durch Umkehren, sondern durch Horizontallegen der Pflanze in seiner tropistischen Gleichgewichtslage verändert wird. Denn die Erhöhung bezw. Senkung des Turgors tritt dann in der bei normaler Stellung vorderen bezw. hinteren Flanke ein, die bei Horizontallage die geotropische Unter- bezw. Oberseite abgibt. Damit keine Torsion des Gelenkes eintrat, wurde die Blattlamina in ihrer aufgerichteten Lage festgehalten, indem sie zwischen eine senkrecht gestellte Korkplatte und einen darauf gesteckten Papierstreifen eingeführt wurde. Dieser war so befestigt worden, daß die Lamina sich ungehindert nach oben bewegen konnte. Nach 20 Stunden ist die Krümmung ausgeführt.

Wenn der Turgorwechsel im Gelenk wirklich die Folge des geotropischen Reizes ist, so muß er auch eintreten, wenn die Pflanze in der Dunkelheit umgekehrt wird. Wie schon oben erwähnt, ist dies auch der Fall. Es wurde folgender Versuch angestellt:

Versuch VII.

Einfluß des Lichtes auf die geotropische Krümmung eines Phaseolusgelenkes.

Das Blattgelenk einer in deutlicher Nachtstellung befindlichen Pflanze von *Phaseolus vulgaris* wurde abends 8 h plasmolysiert, hierauf die Pflanze umgekehrt und ein Pappzylinder darüber gestülpt. Nach 11 Stunden, 7 h morgens, wurde der Turgordruck des anderen gekrümmten Gelenkes plasmolytisch gemessen.

Es ergibt sich, daß bei Verdunkelung in der erdwärts gewandten Hälfte wohl eine Erhöhung von 1—1,5% Salpeter eingetreten ist, die sich auch

auf die angrenzenden Zellen der anderen Hälfte erstreckt, daß aber in dieser selbst die Turgorkraft nicht abgenommen hat. Der erste Prozeß der geotropischen Turgorreaktion, nämlich die Exosmose osmotischer Substanz, scheint demnach auch von dem Einflusse des Lichtes abhängig zu sein. — Obwohl die osmotische Energie des in Nachtstellung befindlichen Gelenkes an sich um 1 % Kalisalpeterwert höher ist, (vgl. u. p. 200), so fand immer noch nach der Umkehrung in der erdwärts gerichteten Hälfte, also in der Hälfte, die schon in der aufrecht stehenden Pflanze die größte osmotische Expansionskraft zeigte, eine Steigerung des osmotischen Druckes statt.

Versuch VIII.

Die umgekehrte Pflanze wieder aufrecht gestellt.

Schon Pfeffer (II. p. 138) weist darauf hin, daß die während 12 bis 16 Stunden Umkehrung ausgeführte geotropische Krümmung eines Bewegungsgelenkes rückgängig wird, wenn die Pflanze wieder aufrecht gestellt wird. Dies geschieht, weil die Ursache der einseitig vermehrten Zellhautspannung, nämlich die auf der erdwärts gewandten Hälfte eingetretene Erhöhung der osmotischen Kraft aufgehoben ist. Das ergibt auch die plasmolytische Untersuchung. Das Gelenk weist sehr bald wieder die normale Turgorverteilung auf, d. h. nunmehr herrscht in der morphologisch unteren Seite ein etwas höherer Turgor als oben. Möglicherweise ist derselbe auch geotropisch induziert. Freilich ist die Differenz zwischen Ober- und Unterseite im normalen Gelenk niemals so groß, wie im umgekehrten. Es scheint die geotropische Sensibilität des Protoplasmas infolge der konstanten einseitigen Reizwirkung der Schwerkraft im Laufe der Entwicklung abgestumpft zu sein. Die Rückregulation des Turgors ist selbst bei längerer Dauer der Umkehrung in 24 Stunden, vielleicht aber auch in kürzerer Zeit, vollendet; nur in einem Falle waren die normalen Turgorverhältnisse in einem 72 Stunden lang umgekehrt gewesenen Gelenk nach 12 Stunden aufrechter Stellung noch nicht völlig wiederhergestellt. Weil die Turgorreaktion auf allen Seiten des Bewegungsgelenkes von *Phaseolus* eintreten kann, so folgt für letzteres, daß es in bezug auf diese Turgordruck-Variation physiologisch radiär ist, was in bezug auf die photonastische Reaktion schon Pfeffer durch die Beobachtung umgekehrter Schlafbewegung bei Inversstellung und A. Fischer (I. p. 672) durch seine Klinostatenversuche fanden. Wenn aber unter dem Einflusse der Schwerkraft der Turgorwechsel im Gelenk vollzogen worden ist, dann ist eine labile Dorsiventralität für andere Reaktionen induziert.

Während bisher die osmotischen Prozesse im *Phaseolus*gelenk unter dem Einflusse einseitiger Wirkung der Schwerkraft betrachtet wurden, sollen sie im folgenden aus bekannten Gründen (vgl. ob. p. 183) am Klinostaten mit horizontaler Achse untersucht werden.

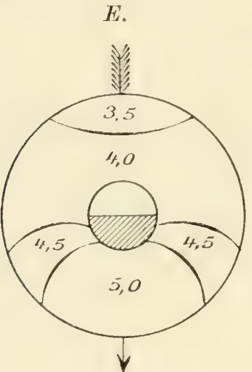
b) Diffuse Schwerkraftsreizung infolge Klinostatendrehung.

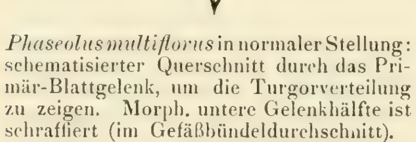
Versuch IX.

1. Plasmolytische Untersuchungen.

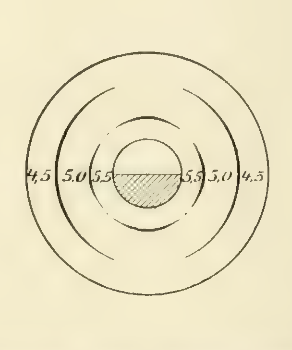
Um die geotropischen Wirkungen auf den Turgor möglichst unbeeinflußt von photonastischen Reaktionen betrachten zu können, wählte ich zunächst solche Pflanzen von *Phaseoles multiflorus* aus, die keine oder nur sehr geringe Schlafbewegungen zeigten. Wenn bei denselben auch Veränderungen im Turgordruck infolge des Beleuchtungswechsels nicht ausgeschlossen waren, so konnten sie doch nicht so ansehnlich sein, daß die Sichtbarkeit der geotropischen Vorgänge undeutlich geworden wäre. Beruht die Turgorverteilung im Gelenke wirklich auf Geotropismus, so muß das normale Gelenk nach der Klinostatendrehung bei Konstanz der Außenbedingungen die gleichen Turgorverhältnisse wie vorher zeigen, oder, falls die Annahme richtig ist, daß auch in aufrechter Stellung die Differenz zwischen Ober- und Unterseite eine Folge der einseitig wirkenden Schwerkraft ist, so muß dieser Unterschied ausgeglichen werden. Im umgekehrten Gelenke aber muß am Klinostaten die einseitige, mit einer Senkung in der antagonistischen Seite verbundene Turgorschwellung rückgängig gemacht werden. Umdrehungzeit des Klinostaten: 30 Minuten, Achse parallel zum Fenster. Temperatur: 18 bis 19° C.

E.




Phaseolus multiflorus in normaler Stellung: schematisierter Querschnitt durch das Primär-Blattgelenk, um die Turgorverteilung zu zeigen. Morph. untere Gelenkhälfte ist schraffiert (im Gefäßbündeldurchschnitt).

F.



Turgorverteilung im anderen Blattgelenk derselben Pflanze nach zweitägiger Klinostatendrehung, konzentrische Verteilung und allgemeine Zunahme des Turgors sichtbar. Morph. untere Gelenkhälfte ist schraffiert (im Gefäßbündeldurchschnitt).

Aus den obenstehenden Skizzen geht hervor, daß die Differenz zwischen Ober- und Unterseite durch die Eliminierung des einseitigen Schwerkraftsreizes tatsächlich ausgeglichen ist. Besonders bemerkenswert ist, daß eine allgemeine Zunahme der osmotischen Energie um etwa 0,5 bis 1,0% Salpeter am Klinostaten stattfindet. Während die Querschnitte des normalen Gelenkes in der Richtung der Vertikalen eine allmähliche Abnahme des Turgors von unten nach oben erkennen lassen, ist nach der

Rotation die Anordnung in der Weise verschoben, daß der erhöhte osmotische Wert von den das Gefäßbündel umgebenden Zellschichten aus gegen die Epidermis nach allen Seiten hin abnimmt. Eine derartige Wirkung hatte auch eine kürzere Rotationsdauer von einem Tag. Den Versuchen mit *Phaseolus multiflorus* folgten solche mit *Phaseolus vulgaris*, deren Blätter eine ansehnliche Amplitude der täglichen periodischen Bewegung aufwiesen. Auch diese Gelenke zeigten am Klinostaten eine allgemeine Zunahme der Turgorkraft um 0,5 %. Die Areale ein und derselben Salpeterprozente eines Querschnittes ordnen sich hier nicht konzentrisch um das Gefäßbündel an, sondern kreuzweise. Der Turgordruck ist in den zu beiden Seiten der Vertikale gelegenen Zellen der oberen und unteren Hälfte am ansehnlichsten.

Eine Pflanze von *Phaseolus multiflorus* wurde zwei Tage lang invers gestellt und hierauf am Klinostaten zwei Tage lang rotiert. Die durch die Umkehrung eingetretene Veränderung in den osmotischen Verhältnissen, nämlich der Turgorwechsel und die unterseitige Erhöhung werden durch die Klinostatendrehung in der Weise ausgeglichen, daß auf der morphologischen Oberseite, die vor der Rotation die höheren osmotischen Werte zeigte, in den meisten Zellen eine Turgorsenkung stattfindet, daß in der entgegengesetzten Gelenkhälfte dagegen eine ansehnliche und allgemeine Turgorschwellung erfolgt, sodaß nunmehr im Gelenk ein Mittelwert von 4,5—5,0 % Salpeter herrscht, was aber trotz des Rückganges der Turgorsteigerung gegenüber dem normalen Gelenk (mit seinem 4 % betragenden Mittel) eine allgemeine Zunahme des Turgors von mindestens 0,5 % bedeutet. Hiernach scheint durch die Klinostatendrehung neben der auf alle *(Phas. multiflorus)* oder wenigstens auf die gegenüberliegenden *(Phas. vulgaris)* Seiten des Gelenkes sich erstreckende Verteilung auch eine Neubildung von osmotischen Substanzen in allen Zellen veranlaßt zu werden, die die Konzentration des Zellsaftes um ein Äquivalent von 0,5 Salpeterprozent erhöht. Die in der fixen Lage geotropisch induzierte Dorsiventralität des Gelenkes ist damit aufgehoben. Möglicherweise besteht in bezug auf die Verschiebung der Turgorverhältnisse bei Rotation ein Unterschied zwischen den autonyktinastischen und geonyktinastischen Pflanzen [Fischer (I. p. 711) und Bemerkung Pfeffers (VI. p. 510)], wie die weiter unten mitzuteilenden Erfahrungen an *Amicia* vermuten lassen.

2. Kontrolle der Biegungsfestigkeit.

Da bei den Variationsgelenken durch die Kontrolle der Biegungsfestigkeit die Expansionsänderungen in den antagonistischen Geweben einigermaßen erkannt werden können, so mußten die bei der Klinostatendrehung beobachteten Veränderungen der osmotischen Energie und damit die der Zellhautspannung sich auch zeigen, wenn die Biegungsfestigkeit der Ober- und Unterseite des Gelenkes untersucht wurde. Wenn die obigen plasmolytischen Ergebnisse richtig sind, so muß die Biegungsfestigkeit der Pflanzen bei der Rotation größer sein, als vorher bei aufrechter Stellung zu der gleichen Tagesstunde, und demzufolge die Winkeldifferenz sich vermindern. Es wurde deshalb

die Biegungsfestigkeit des Gelenkes vor, während und nach der Klinostatendrehung nach der Brückeschen (I. p. 452) Methode ermittelt. Die Zahlen bedeuten die gemessene Winkeldifferenz. Die Temperatur im Versuchsraume betrug durchschnittlich 23—26° C. Die Versuche wurden nur an sonnenhellen Tagen angestellt. Umdrehungsgeschwindigkeit: 30 Minuten. Zur richtigen Beurteilung der bei der Rotation eintretenden Zunahme der Expansionskraft wurde gleichzeitig die Biegungsfestigkeit einer aufrecht stehenden Pflanze ermittelt.

Phaseolus multiflorus.

a) Pflanze drei Stunden lang rotiert:

Zeit	Aufrechte Stellung	Am Klinostaten	In die aufrechteStellg. zurück	Aufrechte Kontrollpflanze
8 h vormittags	9 →			9
10 h vormittags		6		14
11 h vormittags		7 →		14
3 h nachmittags			10	14

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 27,7 %.

b) Pflanze einen Tag lang rotiert, jedesmal 1 h mittags untersucht:

Versuchspflanze A:		Aufrechte Kontrollpflanze	Versuchspflanze B:
1. Tag: aufrechte Stellung . .	14	14	15
2. Tag: am Klinostaten . . .	10	14	7
3. Tag: wieder aufrechte Stellg.	16	15	10
			4. Tag aufrecht: 12

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 28,5 %.

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 53 %.

Bemerkung: Übrigens macht schon A. Fischer (I. p. 695) zu einem anderen Zwecke Angaben über die Biegungsfestigkeit von *Phaseolus multiflorus* vor und während der Rotation. Nach ihm betrug die Differenz:

Zeit	Aufrechte Stellung	Am Klinostaten: Differenz 1.	2.	3.	4. Tg.
8—9 h vormittags	34 →			30	
11 h vormittags		20			
12—1 h mittags			22,5	22	22
4,30 h nachmittags	34				
8—9 h abends	13	13 [1])	12,5	20	17,5

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 12—35 %, bereits nach $2^1/_4$ Std. ansehnlich (um 41 %), s. auch oben bei a).

---

[1]) Die in den Abendstunden gemessene Winkeldifferenz ist also nur am zweiten Tage der Rotation etwas geringer. In den von mir angestellten Versuchen konnte

Phaseolus vulgaris.

a) Die Biegungsfestigkeit derselben Pflanze in aufrechter Stellung und dann am Klinostaten im Laufe eines Tages:

Zeit:	Aufrechte Stellung:	Am Klinostaten:
2 h nachmittags:	11	7
5 h "	8	7
6 h "	8	5
7 h "	7	4
½8 h "	6	4
10 h vormittags:	11	7
12 h mittags:	10	7

Zunahme der Biegungsfestigkeit: im Mittel um 34,4%.

b) Pflanze einen Tag lang rotiert:

	Versuchspflanze A (½8 h morgens untersucht):	Aufrechte Kontrollpflanze (½8 h morgens):	Versuchspflanze B (1 h mittags):
1. Tag: aufrecht:	11	9	18
2. " : am Klinostaten:	6	9	sehr klein [1])
3. " : wieder aufrecht:	8	8	16
4. " : " "	10	10	

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 45,4%.

Trifolium pratense.

Einen Tag lang rotiert, vom 2.—4. Tage erhebliche Temperaturschwankungen.

	Versuchspflanze A (11 h untersucht):	Aufrechte Kontrollpflanze (11 h untersucht):	Versuchspflanze B (½5 h untersucht):
1. Tag: aufrechte Stellung:	18	16	20
2. " : am Klinostaten:	5	17	13
3. " : wieder aufrecht:	15	19	18
4. " : " "	12	15	

Zunahme der Biegungsfestigkeit: bei A um 72%; bei B um 35%.

Sowohl beim *Phaseolus*- als auch beim *Trifolium*-Gelenk nimmt also die Biegungsfestigkeit am Klinostaten stets deutlich zu. Diese Zunahme zeigt für *Phaseolus* einen Mittelwert von über 30% der normalen Biegungsfestigkeit. Sie ist demnach so ansehnlich, daß sie selbst bei Berücksichtigung aller Ungenauigkeiten, die in der angewandten Methode der Messung liegen, immerhin noch eine erhebliche ist. Es muß also die Expansionskraft allgemein gestiegen sein. Da dies auch auf plasmolytischem Wege nachgewiesen werden konnte (bei *Phaseolus*: Erhöhung der osmotischen Energie bis zu 25% des bisherigen Wertes), so kann man annehmen, daß die Zu-

---

ich derartige Schwankungen in der Biegungsfestigkeit an verschiedenen Abenden niemals beobachten, sondern sie war beim rotierten Gelenk stets größer als bei der aufrechten in Nachtstellung befindlichen Pflanze.

[1]) Die Differenz konnte nicht in Graden ermittelt werden, da sich das Blatt am Klinostaten so zurückgeschlagen hatte, daß bei horizontaler Lage die Spitze durch den primären Stengel gehemmt wurde.

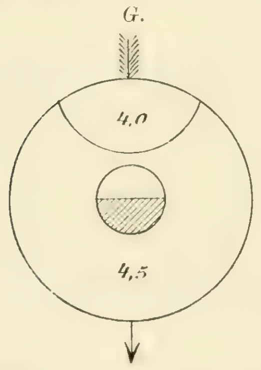
nahme der osmotischen Energie und, ihr entsprechend, die der Biegungsfestigkeit im ursächlichen Zusammenhange stehen. Aus deren Coincidenz folgt jedenfalls, daß der Turgor eines Bewegungsgelenkes am Klinostaten erhöht wird.

c) Anderweitige Beobachtungen.

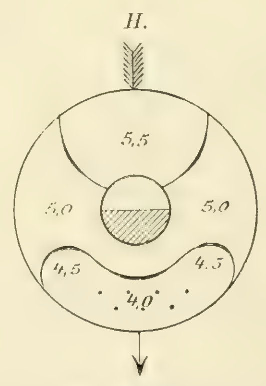
Versuch X.

Turgorverhältnisse des Bewegungsgelenkes von Phaseolus vulgaris bei Tag- und Nachtstellung des Blattes.

Schon früher (ob. p. 195) wurde hervorgehoben, daß im Gelenke einer aufrechten, in Nachtstellung befindlichen Pflanze von *Phaseolus vulgaris* eine allgemeine Vermehrung der osmotischen Energie um 1 % Kalisalpeter auf plasmolytischem Wege nachgewiesen werden konnte. Dies widerspricht den Erfahrungen Hilburgs (I. p. 23), der bei den photonastischen Variationskrümmungen keine Turgorveränderung im aktiven Schwellgewebe der Gelenke konstatierte. Zur Wiederholung seiner Versuche wurden solche Pflanzen von *Phaseolus vulgaris* ausgewählt, deren Blätter durch eine ansehnliche, nicht selten 100° betragende Bewegungsamplitude ausgezeichnet waren. Die Turgorverteilung eines solchen Gelenkes bei Tag- und Nachtstellung veranschaulichen die Skizzen *G* und *H*.



Schematisierter Querschnitt durch das Primär-Blattgelenk von *Phas. vulgaris* in normaler Tagstellung, um die Turgorverteilung zu zeigen.



Desgl. durch das andere Blatt in normaler Nachtstellung. In der unteren Hälfte (im Gefäßbündel schraffiert) ist teils eine Zunahme (0,5 % Salpeter), teils eine Senkung (0,5 %), in der oberen eine Steigerung des Turgors eingetreten (um 0,5—1,5 %).

Wenn die Verteilung des Turgordruckes, die in einem Gelenke bei Tagstellung herrscht, mit der in einer schlafenden Pflanze verglichen wird, so ergibt sich, daß die Turgorenergie am Abend im allgemeinen um 1 % Salpeterwert höher ist. Nur der Turgor einiger Zellen der unteren Hälfte nimmt an der Steigerung nicht teil, in wenigen von ihnen tritt sogar eine Senkung um 0,5 % ein, so daß der geringste osmotische Druck, welcher am Tage in den am oberen Rande gelegenen Zellen gefunden wurde, bei

verminderter Beleuchtung oder im Dunkeln in einigen Zellen der komprimierten Hälfte herrscht. Inwieweit solche Befunde für die Beantwortung der auf die Mechanik der photonastischen Variationskrümmungen bezüglichen Fragen wesentlich sein können, sei dahingestellt.

Versuch XI.

Turgorverhältnisse im freien und abgeblendeten Gelenke von Phaseolus vulgaris.

Die Untersuchungen der Turgorverhältnisse bei den tropistischen Krümmungsbewegungen der Gelenke haben gezeigt, daß der Turgor im Schwellparenchym gegen induzierte Reizungen ziemlich reaktionsfähig ist. Für die Beurteilung der Turgorverteilung in einem jeden in fixer Lage und im gewöhnlichen Tageslichte (Oberlicht des Gewächshauses) befindlichen Gelenke konnte der Umstand wesentlich sein, daß die eine Gelenkhälfte, nämlich die der Lichtquelle zugekehrte, mehr beleuchtet wird, als die antagonistische, ständig schwach beschattete Seite. Es ist deshalb ein gewisser heliotropischer Reiz auf das Gelenk nicht ausgeschlossen. Um diesen auszuschalten, wurde die Lichtseite abgeblendet durch einen schmalen Streifen leichten und für Licht wenig durchlässigen Zeuges. Er wurde in seiner Länge auf den Blattstiel aufgelegt und daran festgebunden. Sein oberes, freies Ende wurde über das Blattgelenk gedeckt und mit einer quer durch die Blattlamina gesteckten Glasnadel in dieser Lage festgehalten. Da nach Beobachtungen im Leipziger Institut eine solche Abblendung tatsächlich von Einfluß für die Pflanze ist, indem die Schlafstellung des Blattes eher eintritt, so konnte auch in bezug auf die Turgorverteilung ein Unterschied zwischen dem umhüllten und freien Gelenke vermutet werden. Nachdem das eine Gelenk einen Abblendungsstreifen mehrere Tage lang getragen hatte, wurden beide plasmolytisch untersucht. Danach hat die gewöhnliche Beleuchtung der jeweiligen Oberseite auf die Gesamthöhe des Turgordruckes im Gelenk keinen Einfluß, ebenso zeigen die am oberen Rande gelegenen Zellen der zenitwärts gewandten Hälfte in beiden Gelenken keine Differenz in ihrer osmotischen Energie.

II. Andere Gelenkpolster.

Das Ergebnis der plasmolytischen Untersuchungen Hilburgs, daß nämlich die tropistischen Variationskrümmungen des Bewegungsgelenkes von *Phaseolus vulgaris* durch den Turgorwechsel bewirkt werden, konnte, wie wir oben gesehen haben, bestätigt werden. Im Anschluß daran erhebt sich die Frage, ob die Steigerung bezw. Senkung des Turgors auch bei den tropistischen Krümmungsbewegungen anderer Variationsgelenke eintritt. Hilburg hat diese Erscheinung nur für die zwischen Blattstiel und Lamina befindlichen Gelenke des Primärblattes von *Phaseolus vulgaris* nachgewiesen. In den folgenden Versuchen sollen deshalb die geotropischen Krümmungen von einigen anderen zu Variationsbewegungen befähigten Gelenken in bezug

auf die Turgorverteilung untersucht werden; und dabei soll die von Pfeffer (VI. p. 650) ausgesprochene Vermutung, daß „die Gelenke, welche Schlafbewegungen vollbringen, auch geotropisch und heliotropisch zu reagieren scheinen", durch einige weitere Beobachtungen begründet werden. Zu diesem Zwecke wurden die zu untersuchenden Pflanzen mit fixiertem Blattstiele invers gestellt und die Gelenke plasmolysiert, nachdem sie eine sichtbare geotropische Krümmung ausgeführt hatten, was in den meisten Fällen nach 1 bis 3 Tagen geschehen war. Daneben war an einem normal gestellten Gelenk der plasmolytische Grenzwert ermittelt worden. Eine genaue Bestimmung des Turgordruckes in den Zellen des Schwellparenchyms ist in den meisten Fällen ziemlich schwierig, da die Feststellung eben beginnender Plasmolyse erschwert wird durch die Kleinheit der Zelle, durch Verdickungen der Membran oder gewisse Inhaltsstoffe, wie z. B. bei *Mimosa* durch die meist kugelförmigen Gerbstofftropfen. Deshalb kann ich über die Zunahme des osmotischen Druckes und besonders über die Senkung in der antagonistischen Hälfte für manche Objekte nicht so sichere zahlenmäßige Angaben machen wie etwa für das *Phaseolus*- und *Amicia*gelenk. Das Vorhandensein einer Differenz im Turgordruck wird trotzdem nicht in Frage gestellt; denn diese zeigte sich in den verschiedenen Lösungen nicht bloß dadurch an, daß für Ober- und Unterseite verschieden hohe Konzentrationen isotonisch waren, sondern sie war auch deutlich zu erkennen, wenn die Lösung den plasmolytischen Grenzwert um ein weniges überschritt, da dann die Abhebung des Plasmakörpers in der zenitwärts gewandten Hälfte weiter als in den antagonistischen vorgeschritten war. Eigene und fremde Kontrolle unterstützten außerdem die Sicherheit der Ergebnisse. Im übrigen wurde von einer Gattung immer diejenige Art gewählt, welche die größten Gelenke aufweist.

Papilionaceae.

Schon bei den obigen Umkehrversuchen wurde dargetan, daß außer in dem Primärblattgelenk (zwischen Lamina und Blattstiel) von *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus* auch in den Blattstielgelenken die geotropische Krümmung durch Turgorvariation bewerkstelligt wird. In beiden Fällen betrug die Erhöhung des Turgors 1,5 % Salpeter, also etwa 40 % des normalen Turgorwertes. Ein solcher geotropischer Einfluß auf die osmotische Energie kann aber nicht in den Parenchymzellen des zwischen den Gelenken liegenden Blattstieles (plasmolytischer Grenzwert im Rinden- und Markparenchym: 2,5—3,0 %) nachgewiesen werden.

Außerdem wurden plasmolytisch untersucht, und zwar konnte in sämtlichen Gelenken der Turgorwechsel bei der geotropischen Krümmung nachgewiesen werden:

a) *Phaseolus*-Gruppe:	1)	Blattgelenk eines dreigeteilten Fiederblattes von *Phaseolus multiflorus.*
	2)	„ von *Erythrina bogotensis.*
b) *Astragalus*- „	3)	„ „ *Robinia Pseudacacia.*

c) *Trifolium*-Gruppe: 4) Blattgelenk von *Trifolium ochroleucum.*
d) *Genista*- „ 5) „ von *Laburnum alpinum.*
e) *Hedysarum*- „ 6) „ u. Blattstielgelenk v. *Amicia Zygomeris.*

Während die übrigen Pflanzen sich in Töpfen befanden, wurde bei *Robinia, Trifolium* und *Laburnum* der Versuch im Freien angestellt. Durch Bandagen wurde ein seitlicher Sproß eines *Robinia*- und *Laburnum*strauches, durch Aufbinden mit Bast auf einem abwärts gebogenen Draht der obere Teil des *Trifolium*-Blattstieles in umgekehrter Lage gehalten. Bemerkungen über die Anatomie des *Robinia*- und Blattstiel- (Haupt-) Gelenkes von *Amicia* befinden sich bei Möbius (I. p. 43, 48 f.). Bei der Inversstellung von *Amicia* findet neben der geotropischen Krümmung gleichzeitig im Gelenk eine Drehung statt, die bei *Phaseolus* so rasch verlaufend und allgemein wie hier nicht beobachtet wurde und wodurch die *Amicia*blätter schon nach einigen Stunden in die Lage zurückgeführt werden, welche sie dem Lichte gegenüber normalerweise einnehmen. Um diese Drehung zu verhindern, wurde das ganze Blatt vorsichtig zwischen zwei Glasplatten so eingeführt, daß die jeweilige Lage der Blattflächenebene nicht gestört wurde. Der Zwischenraum war so groß, daß sich nur die geotropische Krümmung ungehindert vollziehen konnte, dagegen die Torsion gehemmt war. Dabei war nicht zu umgehen, daß die wie normal gerichteten Schlafbewegungen der Blätter (Fischer I. p. 709/10) verhindert wurden. Die Umkehrung geschah mit möglichster Vorsicht und unter peinlicher Vermeidung jeglicher Erschütterungen, da sonst die Blätter sofort eine Reizbewegung ausführen. In jedem einzelnen Gelenke der vier Fiederblättchen herrschen bei normaler Tagstellung die gleichen Turgorverhältnisse.

Da das ziemlich ansehnliche *Amicia*-Gelenk ein günstiges Versuchsobjekt ist, wurden mehrere der an *Phaseolus* angestellten Beobachtungen an dieser Pflanze wiederholt. Wenn das Blattstielpolster durch einen Draht an der Aufwärtskrümmung verhindert wurde, so konnte auch hier wie bei *Phaseolus* (s. ob. p. 193) beobachtet werden, daß ebenfalls keine erneute Turgorschwellung infolge der mechanischen Widerlage eintritt, sondern daß die höchste Turgorsteigerung auf eine größere Anzahl von Zellen der erdwärts gewandten Hälfte sich erstreckt. Ebenso konnte in diesem Gelenke die allgemeine Zunahme des Turgors infolge der Klinostatendrehung (ob. p. 196) beobachtet werden. Während aber bei *Phaseolus* die Klinostatendrehung eine mehr ausgleichende Wirkung auf die Turgorverteilung im Gelenk ausübt, indem auf dem Querschnitt entweder eine konzentrische Anordnung der Areale gleichen Turgordruckes im gesamten Gelenk *(Phaseolus multiflorus)* oder wenigstens eine gleiche Verteilung in den antagonistischen Flanken (*Phaseolus vulgaris)* herrscht, so bleibt im *Amicia*gelenk auch nach der Rotation der Gegensatz zwischen einer Hälfte mit höherer und niedrigerer osmotischer Energie bestehen, nur mit dem Unterschiede, daß die Turgorwerte allgemein gestiegen sind, wenn auch in der oberen (2,0—2,5 % Salpeter) und unteren (0,5—1,0 %) Hälfte nicht in gleicher Höhe. Nach Pfeffer (VI. p. 509) erklärt sich der

Unterschied zwischen geo- und autonyktinastischen Pflanzen so, daß die physiologische Dorsiventralität in bezug auf die photonastische Wirkung bei *Phaseolus* durch die einseitig wirkende Schwerkraft induziert ist, so daß sie durch den Klinostaten aufgehoben wird, bei *Amicia* dagegen inhärent ist, so daß die Schlafbewegungen auch am Klinostaten fortbestehen. Daß dieses entgegengesetzte Verhalten der beiden Pflanzen nicht nur in den ohne weiteres sichtbaren Schlafbewegungen, sondern auch in deren inneren Ursachen, nämlich in den Expansionsverhältnissen, zum Ausdruck kommt, ist eine Folgerung, die durch die erwähnten Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchung bestätigt zu werden scheint. Freilich standen mir weitere Gelenke, die sich durch ihre Größe und anatomischen Verhältnisse als Versuchsobjekte so geeignet hätten wie *Phaseolus* und *Amicia*, nicht zur Verfügung, so daß meine Vermutung noch anderweitiger Bestätigung bedarf.

Nachstehende Tabelle gibt die gemessenen plasmolytischen Grenzwerte (Salpeterprozente) in jeder Gelenkhälfte vor und nach der Umkehrung an, und zwar die vor und nach der Umkehrung einander entsprechenden Werte in derselben Reihenfolge. Beim normalen Blattgelenk bezeichnet die erste Zahl den bei einem Gelenkquerschnitt in den oberen bezw. unteren Randzellen gemessenen Turgordruck, der gegen die Mitte hin entweder steigt oder fällt (2. Zahl). o = obere, bei der Umkehrung konvex werdende, u = untere, bei der Umkehrung konkav werdende Gelenkhälfte. e = Erhöhung in Salpeterprozenten, s = Senkung des Turgorwertes.

Pflanze	Gelenkhälfte	Normales % Salpeter	Gekrümmtes Gelenk % Salpeter	Turgorwechsel	Erhöhung in % des normalen Turgors	Versuchsdauer in Tagen
Phaseolus, dreigeteiltes Blatt	o u	5,0—5,5 5,0—5,5	6,5—4,5 4,0—4,5	e 1,0 s 1,0	20	2
Erythrina bogotensis	o u	3,0—3,5 4,0—3,5	6,5—5,0 3,0—4,5	e 3,5 s 1,0	80	1
Robinia Pseudacacia	o u	ca. 5,0 5,5—5,0	8,0—5,0 3,5—5,0	e ca. 3,0 s ca. 2,0	ca. 60	2
Trifolium ochroleucum	o u	6,0 6,0	8,0—6,0 5,0—6,0	e 2,0 s 1,0	33 1/3	1
Laburnum alpinum	o u	4,0—4,5 5,0—4,5	7,0—5,0 2,5—4,0	e — 3,0 s — 2,5	60	1
Amicia Zygomeris Blattstiel	o u	3,5—4,0 4,5—4,0	6,5—5,0 3,5—5,0	e 2,5 s 1,0	60	2
Amicia Zygomeris Blattgelenk	o u	5,5	7,0—5,5 4,5—5,5	e 1,5 s 1,0	30	2

Außer den oben erwähnten Papilionaceen wurden Pflanzen anderer Familien mit zu Schlafbewegungen befähigten Blattgelenken umgekehrt und plasmolytisch untersucht. Aus der umstehenden Tabelle geht hervor, daß im *Mimosa*- und *Oxalis*-Gelenk ebenfalls ein Turgorwechsel stattfindet. Angaben über die Anatomie der Gelenke finden sich für *Mimosa* bei Unger

(I. p. 420, ebenda p. 421 für *Oxalis*), Pfeffer (I. p. 9 ff.), Haberlandt (I. p. 29 ff., 49 u. II. p. 500 ff.) und Schwendener (I. p. 211 ff., ebenda p. 251 ff. und Abbildg. für *Oxalis*). Die osmotischen Verhältnisse im normalen Gelenk erwähnt Hilburg (I. p. 48).

Pflanze	Gelenkhälfte	Normales % Salpeter	Gekrümmtes Gelenk % Salpeter	Turgorwechsel	Erhöhung in % des normalen Turgors	Versuchsdauer in Tagen
7) *Mimosa pudica*	o u	3,0—3,5 3,5—4,0	6,0—5,0 3,5—4,5	e 2,5 s 0,5	70	2
8) *Oxalis esculenta*	o u	3,0—4,0 4,0	5,5 3,5	e 1,5 s 0,5	40	2

9) *Malvaceae.*

Daß Blattorgane dieser Familie periodische Bewegungen ausführen, darauf hat Vöchting (I. p. 501) hingewiesen. Nach ihm werden diese Bewegungen bewerkstelligt teils durch den Stiel in seiner gesamten Länge, teils durch ein an der Spitze desselben unterhalb der Lamina befindliches, allerdings äußerlich nicht deutlich abgesetztes Gelenk. An dem mir zur Verfügung stehenden beschränkten Versuchsmaterial, nämlich älteren Topfpflanzen von *Abutilon Darwinii,* waren keine periodischen Bewegungen zu beobachten. Ebenso waren sie bei einem jüngeren Exemplar von *Malva verticillata* (im Sommer) nicht besonders auffällig, während zu gleicher Zeit eine danebenstehende *Phaseolus*pflanze eine ansehnliche Bewegungsamplitude aufwies. Eine besondere Bewegungsfähigkeit des oberen Gelenkes, dessen Turgorwerte übrigens nicht von dem übrigen Blattstiel verschieden waren, konnte ich überhaupt nicht konstatieren. Allerdings habe ich nur die Pflanze in bezug auf den Einfluß des geotropischen Reizes untersucht, der für das obere „Variationsgelenk" allein, wie auch Vöchting erwähnt, nicht in Betracht kommt. Denn beim Umkehren der jüngeren Pflanzen wurde eine ansehnliche geotropische Krümmung von der gesamten wachstumsfähigen Zone im mittleren Teile des Blattstieles ausgeführt. Dabei erweiterte sich der Winkel zwischen Stengel und Blattstielbasis nur wenig (10—15°). Diese Krümmung im unteren (Basis-) Gelenk, das ja an der Schlafbewegung auch beteiligt sein soll, war ansehnlicher bei einem älteren Blattstiele von *Abutilon,* der infolge der Ausbildung verholzender Elemente nicht mehr beweglich war. Während in diesem Entwicklungsstadium das obere Gelenk die Blattfläche nur durch eine geringe und langsam vor sich gehende Torsion in die geeignete Lichtlage bringt, wird die Krümmung im Gelenk an der Basis allein, und zwar durch Wachstum, ausgeführt. Ich habe deshalb nur mediane Längsschnitte dieses Gelenkes plasmolytisch untersucht. Der ziemlich konstante Turgorwert von vier

solchen Gelenken, die während drei Tage langer Umkehrung eine Winkeländerung erkennen ließen, und zwar für das

1. Blatt von 40 bis 85°,
2. " " 45 " 105°,
3. " " 65 " 85°,
4. " " 60 " 95°,

betrug 6,5—7,0% Salpeter, und zwar war bei der Aufkrümmung keine Turgorzunahme gegenüber normal erfolgt. Erwähnt sei noch, daß in manchen Längsschnitten eine schon bei den Nutationskrümmungen beobachtete geringe Senkung des osmotischen Druckes auf der konvex werdenden Seite beobachtet wurde, ferner, daß bei aufrechter Stellung im oberen Rindenparenchym meist eine etwas höhere Konzentration als im antagonistischen Gewebe herrscht, die möglicherweise in Beziehung steht zur Epinastie der basalen Teile des Stieles, die die große Bewegungskurve des Blattes durch den oberen und unteren Quadranten bewirkt.

Marantaceen.

Die Blätter der Marantaceen sind bekanntlich am oberen Ende des Stieles mit einem heliotropisch empfindlichen, zu Schlafbewegungen befähigten Gelenkpolster ausgestattet, das bei Umkehrung der Pflanze und Festlegung des Blattstieles auch eine ansehnliche geotropische Krümmung ausführt. Allerdings erfolgt die Reaktion auf den geotropischen und heliotropischen Reiz hin ziemlich langsam. Die Anatomie dieser Polster ist neuerdings eingehend von Debski (I. p. 244 ff.), Schwendener (I. p. 197) und Möbius (I. p. 58 ff.) beschrieben worden. Dabei wird die Mechanik der heliotropischen Krümmung im allgemeinen und die Bedeutung des eigentümlichen „Wassergewebes“ für dieselbe erwähnt. Die Ansichten über das Zustandekommen der tropistischen Krümmung widersprechen sich ziemlich. Nach Debski handelt es sich dabei nur um Turgorschwankungen und nicht um Wachstum, während Möbius, was auch Pfeffer (VI. p. 670) für möglich hält, eine Kombination von Variations- und Nutationsbewegung annimmt, indem die anfangs nur durch den Turgor bewirkte Krümmung ziemlich schnell durch Wachstum fixiert wird. Beide Autoren begründen ihre Ansichten durch Beobachtungen, die einander gerade entgegengesetzt sind: Debski stellte fest, daß durch Plasmolyse die Krümmung im Gelenk wieder rückgängig gemacht werden konnte, und daß durch Messungen nur eine geringe Längenveränderung der Konvexseite, dagegen eine starke Verkürzung der Konkavseite nachzuweisen war. Möbius sah, daß die heliotropische Krümmung sich in den meisten Fällen erhielt, wenn die Pflanze längere Zeit im Dunkelraum sich befand oder einem Lichtreize ausgesetzt war, der von der gegenüberliegenden Seite her kam. Ohne die Frage zu entscheiden, welche Ansicht richtig ist, möchte ich doch für die geotropische Krümmung der Ansicht von Möbius beipflichten. Denn einmal bleibt der äußere Erfolg der Inversstellung, nämlich die Verlängerung der konvexen

Oberseite des Gelenkes, auch nach Wiederaufrichtung der Pflanze während einer 14 tägigen Beobachtungszeit unverändert bestehen, anderseits bestätigten meine plasmolytischen Untersuchungen die Befunde Debskis niemals. Dieser fand im Rindenparenchym der Konkavseite eine absolute Steigerung des Turgors und meint, daß durch eine solche Zunahme des Turgors eine Verkürzung der Zellen der Konkavseite bewirkt werde, eine Ansicht, die durch Pfeffer (VI. p. 668 Anmerkung) und Noll (II. p. 48) als irrig bezeichnet wird. Mit dieser Erhöhung des Turgors auf der Konkavseite soll gleichzeitig eine Senkung in den benachbarten Zellen des Wassergewebes derselben Flanke eintreten. Wenn ich auch die Turgorverhältnisse bei einer geotropischen Krümmung feststellte, und wenn es mir dabei niemals gelang, eine Zunahme der osmotischen Energie im Rindenparenchym auf der konkaven Seite nachzuweisen, vielmehr auf der Konvexseite eine solche von 0,5—1,0% Salpeter, allerdings nur in einigen Zellen, so möchte ich doch auf Grund meiner obigen Ergebnisse (p. 188) an der Richtigkeit der plasmolytischen Befunde Debskis zweifeln. Denn ich fand bei der heliotropischen Krümmung anderer Variationsgelenke eine Turgorschwellung nur auf der konvex werdenden Seite. Was die Zellen des Wassergewebes betrifft, so ist es mir trotz zahlreicher Versuche nicht möglich gewesen, den plasmolytischen Grenzwert zu bestimmen, da der sehr dünne Primordialschlauch bei der Einwirkung der Lösung in einzelne Teile zerfällt. Deshalb kann ich die Annahme Debskis, daß in diesem Gewebe auf der Konkavseite eine Turgorsenkung eintritt, auf plasmolytischem Wege nicht begründen. Als Untersuchungsobjekt wurde verwendet:

10) *Calathea Lietzei.*

Marsiliaceen.

Bei sämtlichen geotropisch gekrümmten *Marsilia*-Gelenken wurde eine Differenz im Turgordruck, der übrigens normalerweise ziemlich hoch (6,0 bis 7,0%) ist, festgestellt, und zwar ist sie durch eine Turgorsteigerung in der erdwärts gewandten Hälfte bewirkt worden. Die Pflanzen befanden sich in Töpfen. Es wurden untersucht:

11) *Marsilia quadrifoliata* und

12) *Marsilia hirsuta.*

Die Untersuchungen der genannten Bewegungsgelenke haben gezeigt, daß die zu Schlafbewegungen befähigten auch geotropische und heliotropische Variationskrümmungen ausführen, nur bei den *Marantaceen* tritt alsbald Wachstum ein. Solche tropistische Reaktionen werden durch einen Turgorwechsel bewirkt, indem in der konvex werdenden Gelenkhälfte eine Zunahme, in dem antagonistischen Gewebe eine Senkung der osmotischen Energie eintritt, und zwar beträgt die Steigerung im Mittel 50% des normalen osmotischen Wertes. Die bei den einzelnen Pflanzen notierten Werte

sind natürlich nicht als konstante Größen zu betrachten, sondern individuelle Differenzen in den osmotischen Verhältnissen und Unzulänglichkeiten der Methode schließen nicht aus, daß Abweichungen von den Mittelwerten zuweilen erheblich sind. An der auch schon von Hilburg ermittelten Tatsache aber, daß die tropistische Krümmung im Variationsgelenk wesentlich durch die vermehrte Turgorkraft ausgeführt wird, ist nicht zu zweifeln.

Da die osmotischen Prozesse, die auf den tropistischen Reiz hin zu einer einseitigen Turgorzunahme führen, nur bei den Bewegungsgelenken und einigen Stengelknoten nachgewiesen werden konnten, so ergibt sich, daß dem Protoplasten in ihren Zellen eine besondere Reaktionsfähigkeit eigentümlich ist. Gerade für jene Pflanzenteile erweist sich diese als zweckentsprechend; denn da sie nicht befähigt sind, die Reizkrümmungen durch Wachstum auszuführen, oder wenigstens, wie die Grasknoten, erst durch wiedererwecktes Wachstum, so ersteht ihnen in der Turgorkraft ein anderes wirksames Energiemittel als Ersatz. In der Kette des tropistisch induzierten Reizvorganges ist der Turgorwechsel die motorische Aktion. Den gesamten Reizprozeß im Gelenk, insbesondere die Perzeption, weiterhin zu verfolgen, habe ich nicht unternommen. So vermag ich nicht zu entscheiden, ob der Wechsel in der osmotischen Energie dadurch hervorgerufen wird, daß der tropistische Reiz direkt vom Protoplasma jeder einzelnen Zelle perzipiert wird, oder ob gewisse Perzeptionsorgane im Gelenk vorhanden sind. Němec (I. p. 123 f., 133) hält in bezug auf den Geotropismus speziell auch für den der Bewegungsgelenke für wesentlich das Vorkommen von Stärkekörnern in der Stärkescheide, und zwar nach seinen Beobachtungen immer im physikalisch unteren Teile der Zelle. Wenigstens betont er, daß die Schlafbewegung der geonyktinastischen Pflanzen an das Vorkommen der spezifisch schwereren Körperchen in der Stärkescheide gebunden ist. Für die Beurteilung dieser Frage, wie überhaupt des Unterschiedes zwischen Geo- und Autonyktinastie ist von Belang, daß am Klinostaten tatsächlich nur die einseitige, nicht aber die allseitige Schwerkraftswirkung eliminiert ist, daß demnach geonyktinastische Pflanzen ihre Schlafbewegung auch einstellen, wenn die Schwerkraft allseitig wirkt. Wird die Umlagerung der Stärkekörner als Reizursache auch für die geotropische Krümmung der Gelenkpolster angenommen, was bedeuten würde, daß der einseitige Druck der Stärkekörner die einseitige Turgorschwellung verursacht, so bliebe immer noch die Frage offen, wie dann der allseitige Druck der Stärkekörner am Klinostaten zustande kommt, welcher doch der allseitigen Turgorschwellung zugrunde liegen müßte. Wie dem auch sei, so ist man doch im Hinblick auf die Variationsgelenke berechtigt, von der Möglichkeit eines geotropischen und heliotropischen Einflusses auf den Turgordruck in den Geweben zu reden.

E. Zusammenstellung der Ergebnisse.

1. Wie schon bekannt, wird bei den meisten geotropischen bezw. heliotropischen Nutationskrümmungen die Beschleunigung der Zuwachsbewegung nicht durch eine Erhöhung der Turgorenergie bewirkt. Vielfach tritt in den Zellen der konvex werdenden Flanke eine geringe Abnahme des osmotischen Druckes ein.

2. Bei mechanischer Hemmung der tropistischen Krümmung und Verweilen des Organs in der tropistischen Reizlage erfolgt zumeist weder eine einseitige, noch eine für die beiden antagonistischen Flanken in entgegengesetztem Sinne gerichtete Turgorveränderung.

3. Nur bei einigen Stengelknoten in der horizontalen Zwangslage (*Hordeum, Secale, Triticum* (?), *Corynephorus, Trisetum, Phalaris* und zuweilen *Melandryum*) erfährt der Turgor eine Steigerung in den Parenchymzellen der konvex werdenden Seite, die 0,5—2,0 Prozent Salpeter äquivalent ist. Hierbei ist das Alter des Knotens von Belang, denn einseitige Erhöhung des Turgors findet im Alter nicht statt.

4. Diese Turgorreaktion beruht teils auf Wachstumshemmung, teils ist sie, wie Klinostatenversuche beweisen, geotropisch induziert. Für eine rasche und mit ansehnlicher mechanischer Leistung verknüpfte Aufwärtskrümmung vorteilhaft, ist sie jedoch nicht die primäre Ursache der geotropischen Wachstumsbewegung, wie auch aus der Reaktionszeit des Wachstums ($2^1/_2$ Stunden) und des Turgors (15 Stunden) hervorgeht.

5. Die bei Zugspannung oder Eingipsen beobachtete allseitige Turgorsteigerung wird nicht von der Schwerkraft beeinflußt.

6. Die kampto- und geotrophischen Veränderungen finden ohne Variation des Turgors statt.

7. Die Turgorverhältnisse der normal stehenden Pflanze verändern sich meist nicht bei Klinostatendrehung.

8. Die tropistischen Variationskrümmungen werden durch Turgorwechsel bewirkt, wobei der Senkung der osmotischen Energie auf der geotropischen Oberseite eine etwas höhere Steigerung auf der Gegenseite entspricht.

9. Die unterseitige Turgorzunahme scheint bewirkt zu werden durch die Aufnahme von löslichen Stoffen, die von der Oberseite zugewandert sind, ferner durch Neubildung solcher in den eigenen Zellen; denn die Reaktionszeit von Turgorsenkung, bezw. -steigerung beträgt etwa $1^1/_2$ bezw. $2^1/_2$ Stunden. Außerdem sprechen einige Fälle für eine Stauung der wandernden Stoffe in den Flanken.

10. Bei niederer Temperatur (6° C.) findet der Turgorwechsel nicht statt und demzufolge keine geotropische Einkrümmung des Gelenkes; dagegen vollzieht er sich bei konstanter Dunkelheit.

11. Aus den Klinostatenversuchen geht hervor, daß der durch die Umkehrung hervorgerufene Turgorwechsel geotropisch induziert ist.

12. Die obige Variation des Turgors (Punkt 9) konnte bei den geotropischen Krümmungen der Bewegungsgelenke von *Phaseolus, Erythrina, Robinia*, *Trifolium, Laburnum, Amicia, Mimosa*, *Oxalis, Marsilia* beobachtet werden, bei den *Marantaceen* wurde nur eine geringe Zunahme des osmotischen Druckes auf der Unterseite gemessen, im gekrümmten Blattstielgelenk der *Malvaceen* war keine Veränderung zu konstatieren.

13. Am Klinostaten tritt in den Variationsgelenken eine deutliche allseitige Turgorzunahme ein, die durch die Kontrolle der Biegungsfestigkeit bestätigt wird.

14. In den Gelenken von *Phaseolus vulgaris* konnte ein Unterschied der Turgorverhältnisse bei Tag- und Nachtstellung festgestellt werden.

Am Schlusse dieser Arbeit ist es dem Verfasser eine angenehme Pflicht, seinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Professor Dr. Pfeffer, für die zahlreichen Anregungen und die wohlwollende Unterstützung erneut zu danken. Ebenso gebührt Herrn Privatdozent Dr. Miehe für die freundlichen Ratschläge und die schätzenswerte Anleitung aufrichtiger Dank.

Literaturverzeichnis.

Ball (I). Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 1904, Bd. 39, p. 305.

Barth (I). Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Leipzig, Dissertation 1894.

Briquet (I). Resumé d'une Monographie du Genre Galeopsis. Dissertation. Genf 1891.

Brücke (I). Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Müllers Archiv für Physiologie 1848, p. 434.

Bücher (I). Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrbüch. f. wissenschaftliche Botanik 1906, Bd. 43, p. 271.

Copeland (I). Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Halle. Dissertation 1896.

Debski (I). Über den Bau und den Bewegungsmechanismus der Blätter der Marantaceen. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Juli 1895, p. 244.

Elfving, Fr. (I). Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostat. 1884 (Sep. a. Öfversigt af finska vetenschaps societetens förhandligar).

— (II). Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. 1888 (Sep. a. Öfversigt etc. Bd. XXX).

Fischer, A. (I). Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Botanische Zeitung 1890, p. 673.

Frank (I). Beiträge zur Pflanzenphysiologie. 1868.

Haberlandt (I). Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. 1890.

— (II). Physiologische Pflanzenanatomie. 3. neubearbeitete Auflage. 1904.

Hegler (I). Über den Einfluß des mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanzen. Cohns Beiträge zur Biologie, 1893, Bd. VI, pag. 383.

Hilburg (I). Über Turgeszenz-Änderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Untersuchungen a. d. botanischen Institut Tübingen 1881, Bd. I, p. 23.

Kohl (I). Mechanik der Reizkrümmungen. 1894.

— (II). Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen. Botanische Zeitung 1900, p. 1.

Kraus, G. (I). Wasserverteilung in der Pflanze I. Festschrift d. Naturforscher-Gesellschaft Halle 1879, p. 187.

— (II). Wasserverteilung in der Pflanze II. Abhandlung d. Naturforscher-Gesellschaft, 15. Bd., 1882, p. 49.

Lehmann (I). Über den Bau und die Anordnung der Gelenke der Gramineen. Dissertation, Straßburg 1906.

Miehe (I). Über korrelative Beeinflussuug des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrbüch. für wissenschaftl. Botanik 1902, Bd. 37, p. 527.

Möbius (I). Über Bewegungsorgane an Blattstielen. Festschrift f. Schwendener, 1899, p. 37.

Němec (I). Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrbüch. f. wissenschaftl. Botanik 1901, Bd. 36, p. 80.

Noll (I). Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg 1888, 3. Bd., p. 496.

— (II). Über die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen. Flora, Ergänzungsband 1895, p. 36.

Pfeffer, W. (I). Physiologische Untersuchungen. 1873.

— (II). Periodische Bewegungen. 1875.

— (III). Studien zur Energetik der Pflanze. 1892.

— (IV). Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. 1893.

— (V). Pflanzenphysiologie 1897, I. Bd.

— (VI). Pflanzenphysiologie 1904, II. Bd.

Pringsheim, E. (I). Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrbüch. f. wissenschaftl. Botanik 1906, Bd. 43, p. 89.

Sachs (I). Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. 1865.

— (II). Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg 1874, Bd. 1, p. 385.

Schwendener (I). Gesammelte botanische Mitteilungen. 1898, 2. Bd.

Unger (I). Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855.

Vöchting (I). Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung 1888, p. 501.

de Vries (I). Über die innern Vorgänge bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe. Botanische Zeitung 1879, p. 830.

— (II). Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landwirtschaftl. Jahrbuch von Thiel 1880, p. 473.

— (III). Analyse der Turgorkraft. Jahrbüch. für wissenschaftliche Botanik 1884, Bd. 14, p. 427.

Wiesner (I). Heliotropische Erscheinungen. 1880, II. Teil.

Wortmann (I). Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Bericht der botanischen Gesellschaft, 1887, p. 459.

— (II). Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Botanische Zeitung 1889, p. 229

Einteilung.

Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel.

Von **Arthur Apelt.**

A. Einleitung.

a) Grundlagen der Untersuchungen.

Kein Objekt hat bei der Erforschung des Kältetodes der Pflanzen für die Ausbildung der darüber herrschenden Theorien eine so große Bedeutung bekommen, wie die Knolle der Kartoffel *(Solanum tuberosum).*

Herm. Müller-Thurgau[1] schließt seine Untersuchungen über den Kältetod dieses Objektes mit der Folgerung ab, daß dasselbe im Augenblick getötet werde, in welchem in den Zellen Eisbildung stattfindet. Das Gefrieren bedinge das Erfrieren.

Müller-Thurgau baut auf diesen Befund, welcher durch einige andere sich gleichartig verhaltende Objekte (Zwiebel, Runkelrübe, Trauben, Äpfel, Birnen) unterstützt wird, seine physikalische Erfrierungstheorie auf.

Diese Theorie ist, kurz gefaßt, folgende[2]: Durch das Gefrieren des Wassers findet ein intensiver Wasserentzug, das heißt eine Austrocknung der Protoplasten statt. Diese Austrocknung sei die Todesursache; der Tod werde also nicht durch die Kälte, sondern durch eine Folgeerscheinung der sinkenden Temperatur, nämlich durch das Ausfrieren des Zellsaftes, bewirkt.

Dieser Theorie schließt sich Molisch[3] in seiner monographischen Bearbeitung des Erfrierens der Pflanzen in allen wesentlichen Punkten an. Zwar sind ihm Fälle bekannt, in welchen das Absterben der Pflanzen bei wesentlich über der Eisbildung liegender Temperatur erfolgt. Bei seinen Untersuchungen[4] fand er, daß bei einer Temperatur von + 1,4° bis + 3,7° die Blätter von *Episcia bicolor* Hook. nach 18 Stunden, die von *Sciadocalyx Warscewiczii* Regel nach 24 Stunden Schädigungen aufwiesen und daß

[1] Herm. Müller-Thurgau, Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landwirtschaftl. Jahrbücher IX. 1880 S. 168 ff. und Landwirtschaftl. Jahrbücher XV. S. 455 ff. u. S. 505.

[2] Herm. Müller-Thurgau, l. c. XV. 1886 S. 534—537.

[3] H. Molisch, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897.

[4] Molisch, l. c. S. 61, 62. Daselbst viele andere Beispiele.

die Blattspreiten beider Pflanzen nach fünf Tagen völlig abgestorben waren. Andererseits diskutiert er die Befunde anderer Forscher[1]), nach welchen Organismen tief, ja unter Umständen außerordentlich tief unter ihrer Eisbildungstemperatur am Leben bleiben.

Trotz dieser beiden Fälle des Erfrierens über und des Lebenbleibens tief unter der Eisbildungstemperatur schließt er sich (bezüglich der höheren Organismen wenigstens) im wesentlichen der physikalischen Erfrierungstheorie Müller-Thurgaus[1]) an.

Nachdem schon Pfeffer[2]) seine Bedenken bezüglich der physikalischen Erfrierungstheorie ausgesprochen hat und, den Kältetod mit dem Hitzetod in Parallele stellend, im wesentlichen das Überschreiten des spezifischen Minimums als Todesursache angesehen, die eigentliche Todesursache also in die nicht näher zu verfolgende Konstitution des Protoplasmas verlegt hat, bekräftigte Mez[3]) diese Auffassung durch eine große Anzahl von Versuchen.

Mez hat insbesondere gezeigt, daß es eine sehr große Anzahl von Pflanzen gibt, welche eine Eisbildung in ihren Geweben ertragen, ohne daß durch diesen physikalischen Vorgang der Kältetod eintritt. Dieser Hinweis wäre nichts neues gewesen, wenn nicht zugleich durch Mez gezeigt worden wäre, daß die Austrocknungskurven der Protoplasten durch die Eisbildung keineswegs parallel gehen mit den Todestemperaturen, sondern daß die nach den Theorien der physikalischen Chemie weitestgehende Austrocknung bei einer großen Anzahl von Pflanzen bei einer Temperatur bereits erfolgt[4]) ist, welche hoch über der Todestemperatur der betreffenden Organismen liegt.

Es kann dementsprechend hier nicht die Eisbildung, sondern es muß die Konstitution, es müssen die Eigenschaften des Protoplasmas bestimmend sein für den Kältetod; dementsprechend definiert Mez[5]), von der physikalischen Erfriertheorie absehend, den Kältetodespunkt als denjenigen Punkt, bei welchem das Minimum der jedem Protoplasten spezifischen Temperaturzone nach unten überschritten wird.

Die Grundlagen der physikalischen Erfrierungstheorie hat Mez dadurch erschüttert, daß er auf Grund seiner mit exakten Meßmethoden ausgeführten Untersuchungen das völlige Zusammenfallen von Eisbildungspunkt und Todespunkt in der Kartoffel bestritt[6]) und damit von Sachs[7]) bereits viel früher gemachte Beobachtungen bestätigte. Nach Mez liegt der Eisbildungspunkt der Kartoffel deutlich höher als der Todespunkt. Hieraus folgt, daß die Eisbildung nicht in der Weise wirksam sein kann, daß die Kartoffelknolle auch nicht die geringste Eisbildung in ihren Geweben ertrage.

---

[1]) Molisch, l. c. S. 66—73.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904, II. S. 314—318.

[3]) Mez, Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora oder Allgem. bot. Zeitung 1905, 94. Band, Heft 1.

[4]) Mez l. c. S. 95.

[5]) Mez l. c. S. 96. [6]) Mez l. c. S. 120.

[7]) Sachs, Versuchsstationen II. 1860 S. 172.

b) Aufgaben der Untersuchungen.

Die genaueste Untersuchung des Verhaltens von Eisbildung und Todespunkt in der Kartoffel wurde mir wegen des theoretischen Interesses, welches gerade dieses Objekt für die Lehre von dem Erfrieren der Pflanzen gewonnen hat, von Herrn Professor Mez als Aufgabe gestellt.

Eine Anzahl anderer Aufgaben verbanden sich mit dieser Grundfrage der Arbeit.

Von Herm. Müller-Thurgau[1]) wurde definitiv festgestellt, daß bei niedrigen Temperaturen in der Kartoffel eine intensive Speicherung von Zucker auftritt. Diese Beobachtung war zwar schon früher von anderen Forschern gemacht worden, sie wurde aber von ebenso vielen bestritten, bis sie von Herm. Müller-Thurgau klargestellt wurde. Nachdem A. Fischer[2]) ein gleiches Verhalten bezüglich einer großen Anzahl unserer Laubbäume nachgewiesen hat, welche gleichfalls mit Beginn der kalten Jahreszeit ihre Stärke in Zucker umwandeln, hat dieser die bezeichneten Erscheinungen auch mit der Theorie des Erfrierens der Pflanze verknüpft.

Es ist bekannt, daß mit steigendem osmotischen Drucke die Temperatur der Eisbildung herabgesetzt wird und daß dementsprechend bei Anhäufung von Zucker in den Zellen der Beginn der Eisbildung hinausgeschoben wird. Diese theoretische Erwägung ließ sich sehr natürlich mit der oben kurz skizzierten Austrocknungstheorie des Erfrierens verbinden: durch die Zuckerbildung wird der Gefrierpunkt des Zellsaftes herabgesetzt; es lag nun natürlich nahe, in dieser Zuckerbildung eine Bestätigung der physikalischen Erfriertheorie zu sehen.

Von Herrn Professor Mez wurde mir die Aufgabe gestellt, die Menge des Zuckers, welche sich in der Kartoffel bei verschiedenen Temperaturen bildet, quantitativ zu bestimmen und die gewonnenen Zahlen mit den Erfrierdaten der gleichen Objekte in Parallele zu stellen, um auf diese Weise, bei der bekannten osmotischen Kraft des Traubenzuckers, die Entscheidung treffen zu können, ob die Herabsetzung des Gefrierpunktes, welche zu erwarten war, zahlenmäßig mit der Heraufsetzung des Zuckergehaltes, das heißt des osmotischen Druckes, in Parallele steht und besonders, ob irgend welches Gleichlaufen der Zahlen des Zuckergehaltes und der Erfriertemperaturen zu beobachten sei.

Für das Erfrieren der Pflanzen ist es ferner von besonderer Wichtigkeit, zu wissen, ob die Todesursache in einem Zerfall des Protoplasmas zu suchen ist, oder ob eine allzu große Energieabgabe für den Kältetod in Frage kommt. Energieentzug oder Zerfall des Plasmas als Todesursache ist möglich, wenn der Protoplast durch Abkühlung unter sein spezifisches Minimum abgetötet wird, dagegen würde es sich um Energieentzug als

---

[1]) Herm. Müller-Thurgau, Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperaturen. Landwirtsch. Jahrbücher XI. 1882 S. 751—828.

[2]) A. Fischer, Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik XXII. S. 158—160.

einzige Todesursache handeln, wenn der Kältetod auch dann eintreten würde, wenn das Untersuchungsobjekt längere Zeit bei einer den Todespunkt nicht erreichenden, aber ihm naheliegenden Temperatur gehalten wird. Für den Fall eines negativen Ausfalls der die zweite Fragestellung betreffenden Experimente wäre auch bezüglich der ersten der Tod infolge von Energieentzug wenig wahrscheinlich.

In bezug auf diese Überlegung wurde mir als nächste Aufgabe gestellt, zu untersuchen, ob eine einmalige tiefe Abkühlung, die den Tod des Objektes zur Folge hat, durch eine länger andauernde Temperatur ersetzt werden könnte, die etwas über dem Erfrierpunkt liegt.

Als letzte Aufgabe wurde mir gestellt, Beobachtungen nachzuprüfen, welche von Göppert[1]) veröffentlicht worden sind. Dieser Autor gibt an, daß Pflanzen, welche einer niedrigen Temperatur ausgesetzt waren, ohne dabei den Tod zu erleiden, dann wieder ins Warme gebracht und vier bis sechs mal auf die gleiche Temperatur abgekühlt wurden, dies noch aushalten, daß sie aber bei häufiger Wiederholung absterben. Diese Angaben besitzen ein großes theoretisches Interesse und mußten in exakter Weise nachgeprüft werden, weil die Göppertschen Versuche nur in sehr roher Weise, nämlich durch Hinausstellen der Pflanzen während einer Frostnacht und nachherige Feststellung der Minimaltemperaturen, also mit Hilfe von Ablesungen, die nicht einmal den Temperaturverlauf einer einzigen Nacht wiedergaben, angestellt worden sind.

Es hat sich bei den Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen mehr und mehr herausgestellt, daß einzig und allein genaue Temperaturmessungen im Innern derjenigen Teile, deren Verhalten gegen die Kälte geprüft werden soll, zu einem sicheren Ergebnis führen. Messungen der erreichten niedrigsten Lufttemperatur, ja selbst Messungen der Außentemperatur einer Pflanze geben noch kein Bild über den Verlauf der Temperaturkurve im Innern derselben. Schon die Versuche von Herm. Müller-Thurgau[2]) zeigten dies aufs Unwiderleglichste, da dieser zum ersten Male darauf hingewiesen hat, daß die Innentemperatur einer Pflanze keineswegs der Außentemperatur zu folgen braucht, sondern daß sie, infolge der bei der Kristallisation des Zellsaftes frei werdenden latenten Wärme, von dem Verlaufe der Außentemperatur häufig auf das Gewaltigste abweicht.

Es kommt noch hinzu, daß Mez[3]) darauf hingewiesen hat, daß das Unterkühlungsphänomen für das Erfrieren von einer gewissen Bedeutung ist, da eine Pflanze, in deren Innern die Unterkühlung vermieden wird, langsamer erfriert als eine solche, bei welcher die Unterkühlung eintritt.

---

1) Göppert, Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau 1830, S. 62.

2) Herm. Müller-Thurgau, Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landwirt. Jahrb. XV. 1886 S. 459 u. 486 ff.

3) Mez, l. c. S. 105.

Aus allen diesen Gründen mußten die Angaben Göpperts von neuem und zwar durch exakte Temperaturmessungen im Innern der der Abkühlung unterzogenen Pflanzenteile nachgeprüft werden.

c) Technik der Untersuchungen.

Als Instrument meiner Messungen bediente ich mich des von Mez[1]) benutzten Galvanometers nach Deprez d'Arsonval, welches die Ablesung von hundertstel Graden mit Leichtigkeit gestattet. Eine Beschreibung der nun auch in der Botanik geübten elektrischen Meßmethode an dieser Stelle ist unnötig geworden. Bei der von mir benutzten Thermonadel entsprechen einem Grade Celsius 14,61 Skalenteile oder ein Skalenteil war gleich 0,0684°.

Die Abkühlung der Versuchsstücke wurde stets mit Hilfe einer aus Eis und Kochsalz hergestellten Kältemischung vorgenommen. Die Isolierung der Objekte erfolgte in der von Mez[1]) angegebenen Weise.

Mein besonderes Augenmerk habe ich bei meinen Versuchen darauf gerichtet, daß Unterkühlung in den Objekten so viel wie möglich vermieden wurde. Ich habe zu diesem Zwecke in das Gefriergefäß stets einige Tropfen Wasser gegeben und in dieses das zu untersuchende Objekt eintauchen lassen. Obgleich nicht immer auf diese Weise die Unterkühlung vollständig vermieden werden konnte, so war sie doch in der übergroßen Anzahl der Fälle nicht vorhanden und in anderen nur außerordentlich gering. Trotzdem habe ich auch diese letzteren Versuche ausgeschieden und sie für meine Schlüsse nicht als Unterlage verwendet.

Die Beantwortung jeder in meiner Arbeit behandelten Frage hatte als Grundlage die Bestimmung der spezifischen Todespunkte der in Untersuchung genommenen Kartoffelstücke beziehungsweise Kartoffeltriebe. Dabei verfuhr ich so, daß ich, von oben und unten kommend, den spezifischen Punkt immer mehr einengte, bis ich denselben genau bestimmt hatte. Mehrere Kontrolluntersuchungen dienten dann dazu, die gefundenen Todestemperaturen mit Sicherheit zu bestätigen.

Zur Konstatierung des Todes habe ich mich nicht allein der Verfärbung der Kartoffelstücke bedient, die, wie bereits Sachs[2]), Herm. Müller-Thurgau[3]) und Mez[4]) hervorheben, den Tod mit Sicherheit anzeigt, sondern ich habe mich bemüht, in noch schärferer Weise den Tod festzustellen. Es geschah dies von der Erwägung ausgehend, daß unter Kältetod mehreres verstanden werden kann. Zunächst dasjenige, was ich darunter in Anschluß an Mez[5]) verstanden haben möchte, nämlich die Abtötung des Protoplasmas durch die erreichte inframinimale Temperatur.

---

[1]) Mez, l. c. S. 96, 97.
[2]) Sachs, Versuchsstationen II. 1860 S. 189, 190.
[3]) Herm. Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XV. 1886 S. 455.
[4]) Mez, l. c. S. 120. [5]) Mez, l. c. S. 89.

Von diesem Tode ist klarer Weise ein solcher Tod unterschieden, welcher nicht durch, sondern infolge dieser Kälte eintreten kann. Es ist sehr wohl denkbar, — und das wird von Mez[1]) angedeutet, — daß durch die Kälte zwar nicht der Tod einer Zelle, aber doch eine derartige Schwächung des Protoplasten eintreten kann, daß dieser nachträglich nach kürzerer oder längerer Zeit abstirbt. In diesem Falle wäre die erreichte tiefe Temperatur nicht als direkte Todesursache, sondern als Ursache einer zum Tode führenden Krankheit anzusehen.

In praktischer Beziehung, wenn es sich darum handelt, Kartoffeln gegen das Erfrieren und Sterben zu schützen, ist ein Unterschied zwischen diesen beiden Todesarten nicht zu machen, da der ungünstige Effekt in beiden Fällen eintritt. Für theoretische Untersuchungen dagegen sind klarer Weise die beiden Todesarten auf das schärfste zu trennen.

Um dies zu können, habe ich mich nicht mit der Verfärbung der erfrorenen Stücke zur Konstatierung des Todes begnügt, weil diese auch das Ergebnis einer kurzwährenden Krankheit anzeigen kann, sondern ich habe stets sofort nach Beendigung eines jeden Versuches die Prüfung auf das Leben oder Abgestorbensein der Protoplasten mit Hilfe der osmotischen Methode[2]) vorgenommen.

Durch verschiedene Versuche habe ich gefunden, daß eine Salpeterlösung, die 2,8% KNO_3 enthielt, die also einem osmotischen Effekt von 9 Atmosphären entspricht, dem osmotischen Druck der Zellen entsprach. Zu meinen Versuchen habe ich eine Salpeterlösung von 6—8% benutzt. Sie wirkt einerseits noch nicht giftig auf das Protoplasma ein, andererseits läßt sie die Plasmolyse lebender Zellen mit genügender Deutlichkeit erkennen. Um die Plasmolyse noch mehr hervortreten zu lassen, habe ich der Salpeterlösung einige Tropfen Methylenblau zugesetzt. Von diesem Farbstoffe ist zwar bekannt, daß er auf das Protoplasma giftig wirkt. Aber einerseits habe ich nur so geringe Spuren desselben verwendet, daß die Lösung eben blau gefärbt war, andererseits tritt die Giftwirkung des Farbstoffes nur dann ein, wenn dieser in das Protoplasma eindringt. Dies war bei seiner Verwendung zur Färbung der osmotisch die Kraft des Zellsafts übersteigenden Salpeterlösung ausgeschlossen[3]). Die gefärbte Lösung bot den Vorteil, daß das Eintreten der Plasmolyse selbst dort, wo diese nur schwach war, mit Sicherheit festgestellt werden konnte.

d) Kurze Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchungen.

Wenn ich in kurzem die Ergebnisse der Untersuchungen, die sich an die im Abschnitte b) wiedergegebenen Fragestellungen anknüpften, vorausnehmen darf, so wurde von mir festgestellt:

---

[1]) Mez, l. c. S. 120 Anmerkung.
[2]) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. S. 127.
[3]) Pfeffer, l. c. II. S. 341.

a) Der Erfrierpunkt der Kartoffel fällt mit dem Gefrierpunkte nicht zusammen, sondern liegt deutlich tiefer als letzterer.

b) Die Zuckerbildung in einer Kartoffel ist quantitativ viel zu gering, um die bei längerem Kaltliegen der Knollen beobachtete Senkung des Erfrierpunktes zu erklären.

c) Eine einmalige tiefe Abkühlung des Versuchsobjektes unter das spezifische Minimum kann nicht durch eine länger anhaltende Temperatur wenig über dem Erfrierpunkte ersetzt werden.

d) Die Göppertsche Beobachtung, daß niederer Temperatur ausgesetzt gewesene Pflanzen Wiederholungen der Abkühlungen schlecht ertragen und bei höherer Temperatur erfrieren als nicht vorher tief abgekühlte, hat sich bestätigt.

e) Außer diesen Ergebnissen wurde noch ein wichtiges Resultat gewonnen, nämlich die Bestätigung der von Müller-Thurgau gemachten und ganz nebensächlich erwähnten Beobachtung, daß die Kartoffel bezüglich ihres Gefrierpunktes von der Temperatur, bei welcher sie längere Zeit vor dem Versuche gehalten wurde, beeinflußt wird.

Dieses Verhalten ist von besonderem theoretischen Interesse und wurde in Anbetracht seiner Wichtigkeit auf das genaueste in vielfältiger Wiederholung nachgeprüft.

Bei seinen Untersuchungen über die Anhäufung von Zucker in Pflanzenteilen infolge niederer Temperaturen beobachtete Müller-Thurgau[1]) eine Erniedrigung des Ge- und Erfrierpunktes der kaltgelagerten Kartoffeln. Er fand, daß süße Kartoffeln einen tieferen Überkältungspunkt haben und daß sie bei der Kälte noch am Leben blieben, bei welcher Kartoffeln, die bei höherer Temperatur gelegen hatten, erfroren. Kartoffeln, die 20 Tage auf Eis gelegen hatten, erfroren bei: — 1,5; — 1,5; — 1,2; — 1,4 °, während gleiche Kartoffeln, die bei Zimmertemperatur gelegen hatten, erfroren bei: — 1,2; — 1,1; — 1,1; — 1,1 ° Celsius[2]).

Müller-Thurgau sieht den Grund für das verschiedene Verhalten der Kartoffeln in der Verschiedenheit der Konzentration der Zellsäfte. Er erklärt den tieferen Erfrierungspunkt der kaltgelagerten Kartoffeln mit dem größeren Zuckergehalte des Zellsaftes und spricht den Gedanken aus, daß es sich bei dem Süßwerden der Kartoffel um eine Anpassungserscheinung handeln könne.

Während Müller-Thurgau nur gelegentlich diesen Einfluß der umgebenden Temperatur auf den Erfrierungspunkt der Kartoffel mit wenigen Angaben berührt, habe ich denselben durch Abänderung der Versuche bis ins einzelne geprüft und genaue Messungen angestellt.

So darf ich hoffen, daß meine Arbeit die Anschauungen, welche über das Erfrieren der Pflanzen vorhanden sind, in einigen Punkten klären wird.

---

[1]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XI. 1882 S, 826, 827.

[2]) Weitere Zahlen könnte man den Tabellen aus d. Landwirt Jahrb. XI. 1882 S. 492 entnehmen.

Besonders kann ich schon von Anfang an hervorheben, daß die Anschauungen über dies Problem, welche Pfeffer und Mez vertreten, durch meine Arbeit gestützt werden.

B. Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel.

I. Das Erfrieren der Kartoffelknollen.

a) Die absoluten Todespunkte der Kulturrasse „Magnum bonum".

1. Untersuchungen über das Verhalten verschiedener Teile derselben Knolle gegen niedere Temperatur.

Bei meinen Untersuchungen über das Erfrieren der Kartoffelknolle hatte ich zunächst zu prüfen, ob sich Kartoffeln derselben Rasse in bezug auf den Kältetodespunkt gleich verhalten oder ob wesentliche individuelle Unterschiede vorhanden sind. Ferner war es nötig zu wissen, ob sich alle Teile gegen die Einwirkungen der Kälte gleich verhalten, oder ob ein Gewebeteil früher als der andere erfriert. Müller-Thurgau[1]) kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die Kartoffel nicht gleichmäßig erfriert, sondern daß die erste, nach seinen Anschauungen mit dem Erfrieren gleichzeitige Eisbildung in der Kambialzone auftritt, und zwar sei hier wieder der Teil, welcher der Anheftungsstelle zugekehrt ist (die Basis der Knolle) am empfindlichsten gegen die Einwirkung der Kälte. Hieraus folgert er, daß die Temperatur, welche die erste Eisbildung ermöglicht, für das Kambium höher liegt als für die anderen Gewebeteile und für die Basis wieder höher als für den oberen Teil. Diese Verschiedenheiten im Gefrieren und dementsprechend nach seiner Theorie im Erfrieren erklärt Müller-Thurgau aus dem verschiedenen Wassergehalte der einzelnen Gewebepartien der Kartoffelknolle.

Ich habe bei meinen Versuchen bald Stücke aus dem Innern, bald Kambium enthaltende aus den äußeren Partien sowie abwechselnd solche aus Basis und oberen Teilen genommen, aber ich habe, wie die unten angegebenen Tabellen zeigen, für die verschiedenen Teile immer denselben Erfrierpunkt gefunden. Nur die Partien, die sich unmittelbar unter der Schale befanden, wurden durch die Korkschicht gegen die eindringende Kälte geschützt; sie erfrieren nicht so leicht wie die nicht von Kork bedeckten.

Aus den angegebenen Daten, welche nur eine Versuchsreihe darstellen und vielfach nachgeprüft wurden, geht hervor, daß bei Kartoffeln derselben Rasse bedeutende individuelle Verschiedenheiten nicht vorhanden sind, daß insbesondere die Größenverhältnisse der einzelnen Knollen für das Erfrieren ohne Einfluß sind. Der Todespunkt liegt für alle drei Kartoffeln bei — 44,1 Skalenteilen = — 3,02 °.

---

[1]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XV. 1886 S. 455 und 456. Dazu Tafel VII. Figur 1—6.

Tabelle 1.

Erfrierpunkt der Teile einer Kartoffelknolle.

Kleine Kartoffel.

	Innere Gewebe lebten	Kambium lebte	Innere Gewebe tot	Kambium tot
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	— 43,4	— 42,4 — 43,5	— 45,1 — 46,2	— 44,2 — 45,2 — 46,4
Mittlere Kartoffel.				
Temp. in Teilstrichen	— 43,3	— 42,0 — 43,8 — 44,0 — 44,0	— 44,2 — 45,5	— 44,2 — 45,8
Große Kartoffel.				
Temp. in Teilstrichen	— 39,0 — 41,5 — 43,1 — 44,0	— 41,0 — 41,0 — 43,5 — 44,0	— 44,2 — 45,8 — 46,8 — 48,5	— 44,2 — 45,7 — 46,7 — 47,0

Außerdem glaube ich aus den Versuchen schließen zu dürfen, daß eine Differenziation für Kältewirkung in den verschiedenen Gewebepartien bei der Kartoffel nicht vorhanden ist. Da die Kälte von außen eindringt, werden die der Schale naheliegenden Partien zuerst unter ihr zu leiden haben. Daraus erklärt sich das Auftreten der ersten erfrorenen Zellpartien in der Kambiumschicht der von Müller-Thurgau untersuchten Kartoffeln.

Die Temperatur der Eisbildung in den verschiedenen Geweben habe ich nicht untersucht. Es ist aber aus theoretischen Gründen außerordentlich wahrscheinlich, daß der Gefrierpunkt des Zellsaftes stärkearmer Zellen etwas höher liegt, als der des Zellsaftes stärkereicher. Ohne daß dabei eine verschiedene molekulare Konzentration der Salzlösungen vorzuliegen braucht, wirkt die Anhäufung der Stärke durch Verkleinerung der Safträume und durch die hieraus entstehende Vergrößerung der kapillaren Spannung des Saftes in dem Sinne auf den Zellsaft, daß sein Gefrierpunkt herabgesetzt wird. Auf den Erfrierpunkt hat aber diese Herabsetzung keinen Einfluß.

2. Einfluß plötzlicher Temperaturschwankungen.

Nach der Erfriertheorie Duhamels[1]) und Senebiers[2]) sollten die Pflanzen durch Zerreißen der Zellen, welches durch das sich in den Zellen

---

[1]) Duhamel, Observations des différents effets qui produisent sur les vegetaux les grandes gelées d'hiver et les petites gelées du printemps. Mém. de l'Acad. roy. des sciences de Paris A. 1737 S. 273—298. Phys. des arbres. Paris 1758 I. II. S. 343—353.

[2]) Senebier, Physiol. végétal. T. III. Chapitre 8, De la chaleur et du froid relativement aux plantes.

bildende Eis hervorgerufen würde, getötet werden. Diese Ansicht wurde besonders von Göppert[1]) und Sachs[2]) bekämpft. Müller-Thurgau[3]) und Molisch[4]) wiesen durch mikroskopische Untersuchungen nach, daß das Eis sich zuerst in den Intercellularen bilde, daß diese Anfänge der Eisbildung auch das cellulare Wasser an sich ziehen und daß, wenn Zerreißungen vorkommen, diese wesentlich nur zu einer Vergrößerung der Intercellularräume, nicht aber zu einer letalen Schädigung der lebenden Gewebe führen. Welche Ursachen bewirken, daß die Eisbildung in den Intercellularen (und in großen Gefäßen) beginnt, hat Mez[5]) zuerst erklärt.

Gestützt auf die Angaben älterer Autoren, auf die Erfahrungen der praktischen Gärtner und Landwirte, vor allem aber auf Grund seiner vielfachen Untersuchungen über das Gefrieren und Auftauen der Pflanzen, kam Sachs[6]) zu der Überzeugung, daß das Gefrieren für die Pflanzen unschädlich sei und daß für das Weiterleben oder den Tod nur die Art des Auftauens in Frage komme. Durch langsames Auftauen könnte die Pflanze vor dem Absterben bewahrt werden.

Durch die Untersuchungen von Müller-Thurgau[7]) und Molisch[8]) ist jedoch der Beweis erbracht worden, daß eine Beeinflußung des Lebens durch langsames oder schnelles Auftauen nicht zu bemerken war bis auf wenige Fälle[9]), die aber durch Mez[10]) ihre Erklärung gefunden haben.

Auch bei meinen Untersuchungen habe ich darauf geachtet, ob schnelleres oder langsameres Gefrieren beziehungsweise Auftauen für das Erfrieren der Kartoffel von Bedeutung wäre. Durch größeren oder geringeren Zusatz von Salz zu dem zerstoßenen Eise konnte ich die Temperatur der Kältemischung von — 1° bis auf — 15° abstufen, und so war es mir möglich, das Untersuchungsobjekt schnell oder langsam gefrieren zu lassen. Eine weitere Verzögerung des Gefriervorganges konnte ich dadurch herbeiführen, daß ich in das Gefriergefäß eine größere Menge Wasser gab. So gelang es mir, größere Objekte einerseits in 15 Minuten gefrieren und wieder auftauen zu lassen, andererseits konnte ich die Versuche über einen ganzen Tag ausdehnen. Das schnelle Auftauen bewirkte ich dadurch, daß ich das Gefriergefäß in warmes Wasser eintauchte, das langsame dadurch, daß ich das Kartoffelstück in die kalte Luft über der Kältemischung brachte.

---

[1]) Göppert, l. c. S. 4, 25.

[2]) Sachs, Versuchsstationen, 1860, Bd. II. S. 179. Flora 1862, S. 20.

[3]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. IX. 1880 S. 134, XV. 1886 S. 453.

[4]) Molisch, l. c. S. 24. [5]) Mez, l. c. S. 103.

[6]) Sachs, Landwirt. Versuchsstationen, 5. H., 1860 S. 177, Kristallbildungen bei dem Erfrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Auftauen saftiger Pflanzenteile. Bericht über die Verhandl. der K. Sächs. Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig. 1860 S. 40.

[7]) Müller-Thurgau, 1880 S. 517 ff. [8]) Molisch, l. c. S. 34—47.

[9]) Molisch, l. c. S. 47. H. Müller-Thurgau, Über das Erfrieren des Obstes. Schweiz. Zeitschr. für Obst- und Weinbau. 1894.

[10]) Mez, l. c. S. 111, 112.

Tabelle 2.

Wirkung raschen und langsamen Gefrierens und ebensolchen Auftauens auf den Tod der Kartoffelknolle.

Kartoffel rasch gefroren, rasch aufgetaut. Versuchsdauer 15 Minuten.

	1. Objekt. Die Stücke lebten	1. Objekt. Die Stücke waren tot	2. Objekt. lebten	2. Objekt. tot
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	33,6	36,7	33,9	36,3
	34,2	37,0	34,3	37,5
	36,0	38,7	35,8	38,5
			36,2	39,2

Rasch gefroren, langsam aufgetaut. Versuchsdauer bis 5 Stunden.

Temp. in Teilstrichen	32,5	36,9	32,7	37,2
	32,8	37,4	33,8	37,8
	34,2	38,0	35,6	38,0
	35,7	38,2	35,7	38,3
	36,2	39,7	36,1	39,4

Langsam gefroren, rasch aufgetaut. Versuchsdauer bis 4 Stunden.

Temp. in Teilstrichen	33,7	36,3	34,8	36,4
	33,8	36,5	34,9	36,9
	34,2	37,2	35,6	37,5
	34,5	37,5	35,8	38,2
	35,7	38,8	36,0	38,3
	35,8	38,8		

Langsam gefroren, langsam aufgetaut. Versuchsdauer bis 7 Stunden.

	Die Stücke lebten	Die Stücke waren tot
Temp. in Teilstrichen	32,0	36,3
	33,9	36,6
	34,7	37,1
	34,8	38,3
	35,8	

Der Todespunkt aller untersuchten Kartoffeln liegt bei 36,2 Skalenteilen = — 2,41°. Aus den dargestellten Versuchsreihen geht hervor, daß es für das Leben oder den Tod der Kartoffel ganz gleichgültig ist, ob sie rasch gefriert und rasch wiederauftaut, oder ob sie langsam abgekühlt und langsam wieder erwärmt wird. Für die Pflanze ist es von großer Wichtigkeit [1]), daß sie gegen plötzliche Temperaturschwankungen wenig empfindlich ist,

[1]) Siehe Pfeffer, l. c. II. S. 300 und S. 93.

da sie ja im Freien oft sehr große und rasch eintretende Temperaturunterschiede auszuhalten hat.

Meine Ergebnisse stimmen mit denen von Molisch[1]), Frisch[2]) und Mez[3]) überein; alle diese Forscher vermochten keine Beschädigungen der Pflanzen durch rasches Auftauen festzustellen.

Ein gleiches Verhalten der Pflanzen im allgemeinen hat auch Müller-Thurgau[4]) beobachtet, bezüglich der Kartoffel aber infolge seiner primitiven Versuchsmethode nicht feststellen können, da er, wie oben dargelegt, das kleine auch hier vorhandene Intervall zwischen Gefrierpunkt und Erfrierpunkt nicht zu messen vermochte.

3. Abhängigkeit der Erfrierpunkte von der Außentemperatur.

Nachdem ich mich, wie oben dargestellt, davon überzeugt hatte, daß sowohl die Knollen derselben Rasse, wie auch die Gewebeteile derselben Knollen sich ganz gleichmäßig gegen die Kälte verhalten, und nachdem ich auch für die Kartoffel nachgewiesen hatte, daß für ihr Leben oder Sterben die Schnelligkeit der Abkühlung und Wiedererwärmung gleichgültig ist, konnte ich an die Hauptaufgabe meiner Arbeit gehen, nämlich an die Beantwortung der Frage nach dem absoluten Kältetodespunkte und seinem Verhältnis zum Gefrierpunkt.

Als absoluter Todespunkt für die Kartoffelknolle wird von Müller-Thurgau[5]) — 1° angegeben. Bei meinen Versuchen hat sich zunächst herausgestellt, daß diese Temperaturbestimmung unrichtig, nämlich viel zu hoch ist.

Die Differenz zwischen meinen und Müllers Resultaten kommt wohl von der Verschiedenheit der Untersuchungsmethoden her. Seine Versuche[6]) wurden in der Weise angestellt, daß er Kartoffelknollen mit einem Korkbohrer mit Löchern versah und in diese Löcher Quecksilberthermometer einführte. Dabei hat er das Glas des Quecksilbergefäßes dem Gewebe nicht unmittelbar angelegt, sondern hat eine, wenn auch dünne, so doch vorhandene und in ihrer Wirksamkeit zu beträchtlichen Fehlern führende isolierende Luftschicht zwischen dem Quecksilbergefäß und dem zu untersuchenden Objekte gelassen. Der Fehler, welcher auf diese Weise entstand, beträgt fast einen Grad Celsius, da (wie ich unten darzustellen haben werde) die höchste Erfriertemperatur der von mir untersuchten Knollen (siehe unten die bei Untersuchung der Malta-Kartoffeln gewonnenen Resultate) bei — 1,71° bis — 1,78° liegt.

[1]) Molisch, l. c. S. 34—47.
[2]) Frisch, Sitzungsber. der Wiener Akadem. 1877, Bd. 75, Abt. 3, S. 257.
[3]) Mez, l. c. S. 111.
[4]) Müller-Thurgau, l. c. S. 517 ff.
[5]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. IX. 1880 S. 147, XV. 1886 S. 456.
[6]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. IX. 1880 S. 168, XV. 1886 S. 455.

Ferner ist es nach meinen Untersuchungen unzulässig, von einem feststehenden Kältetodespunkte der Kartoffel zu sprechen, weil ich gefunden habe, daß die verschiedenen Rassen sich verschieden verhalten und daß dieselbe Knolle, wie aus meinen unten wiedergegebenen Tabellen ersichtlich ist, je nach ihrer Vorbehandlung sehr verschiedene absolute Todespunkte aufweisen kann.

Hier interessiert zunächst einmal der höchste gefundene Wert bei der Sorte „Magnum bonum". Derselbe wurde bei Knollen, welche vier Wochen lang in einem Warmhause bei einer ungefähr gleichmäßigen Temperatur von 22,5° gehalten worden waren, auf 31,2 Skalenteile = — 2,14° bestimmt. Die folgenden Tabellen zeigen die Untersuchungen, welche zu dieser Bestimmung geführt haben.

Tabelle 3.

Erfrierpunkte der Sorte „Magnum bonum" nach vierwöchentlicher Lagerung bei 22,5°.

	Kleine Kartoffel		Mittlere Kartoffel	
	Stücke lebten	Stücke erfroren	Stücke lebten	Stücke erfroren
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	30,8	32,3 33,9 36,8	30,4 26,3 31,1	31,3 33,7 31,6 35,3 33,1 39,0 34,3

Große Kartoffel.

	Die Stücke lebten	Die Stücke erfroren
Temp. in Teilstrichen	28,7 29,6 30,0 31,1	31,4 32,0 33,0 36,5

Auf Grund dieser und vieler hier nicht mit angegebenen Beobachtungen ergibt sich also:

	Die Kartoffel lebte noch bei	Die Kartoffel war erfroren bei
Temp. in Teilstrichen	26,3	31,3
	27,2	31,4
	27,3	31,6
	28,7	32,0
	29,6	33,1
	30,0	33,7
	30,4	33,9
	30,8	34,3
	31,1	34,5
	31,1	35,0

Der Todespunkt liegt also bei 31,2 Skalenteilen = — 2,14°.

Für Kartoffeln „Magnum bonum“, die sieben Wochen im Warmhause bei 22,5° gelegen hatten, wurde der Todespunkt gleichfalls bei 31,2 Skalenteilen = — 2,14° ermittelt.

Tabelle 4.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum“ nach siebenwöchentlicher Lagerung bei 22,5°.

	Kleine Kartoffel		Mittlere Kartoffel	
	Die Stücke lebten	erfroren	Die Stücke lebten	erfroren
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	27,3	32,1	29,4	31,5
	29,6	34,0	30,2	33,2
	30,4	34,7	30,8	34,5

	Die Stücke lebten	Die Stücke waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	27,3	31,5
	29,4	32,1
	29,6	32,4
	30,2	33,2
	30,4	34,0
	30,8	34,5
		34,7

Aus den dargestellten Versuchen geht hervor, daß Kartoffeln der Sorte „Magnum bonum“, welche vier und welche sieben Wochen bei ungefähr 22,5° im Warmhause gelegen hatten, gleichmäßig bei — 2,14° erfroren.

Anders verhalten sich Kartoffeln, welche bei niedriger Temperatur gelagert hatten.

Der Erfrierpunkt lag für Kartoffeln, die vier Wochen, bezw. sieben Wochen in einem trockenen, warmen Zimmer bei einer Temperatur von ungefähr + 18° aufbewahrt worden waren, gleichmäßig bei 34,5 Skalenteilen = — 2,36°.

Tabelle 5.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum“ bei vierwöchentlicher Lagerung bei 18°.

	Kleine Kartoffel, vier Wochen aufbewahrt		Mittlere Kartoffel, vier Wochen	
	Die Stücke lebten	waren erfroren	lebten	erfroren
Temp. in Teilstrichen	33,9	36,0	32,4	35,7
	34,2	37,5	33,6	35,8
		37,8	34,0	36,4
			34,3	34,0

Tabelle 6.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum" bei siebenwöchentlicher Lagerung bei 18°.

	Kleine Kartoffeln, sieben Wochen aufbewahrt		Große Kartoffeln, sieben Wochen aufbewahrt	
	Die Stücke lebten	waren erfroren	lebten	erfroren
Temp. in Teilstrichen	31,4	35,0	32,0	34,6
	32,8	36,4	32,7	36,1
	33,9	37,8	33,5	36,4
		38,7	33,7	37,7
			33,8	39,0
			34,5	39,2

	Die Stücke lebten	waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	33,5	34,6
	33,6	35,0
	33,7	35,8
	33,8	35,7
	33,9	35,7
	33,9	36,0
	34,0	36,1
	34,2	36,4
	34,4	36,4
	34,5	36,4

Wesentlich anders stellt sich die Erfriertemperatur von Kartoffeln, welche längere Zeit bei niederer Temperatur aufbewahrt wurden. Ich habe, um diese Frage experimentell zu untersuchen, ein größeres Quantum Kartoffeln im Eisschrank bei ungefähr 0 bis + 1° konstanter Temperatur längere Zeit gelagert und bei der Untersuchung dieser Objekte gefunden, daß ihre Erfrierpunkte ganz wesentlich unter den ursprünglichen Erfrierpunkt gefallen waren. Derartig behandelte Objekte erfroren nämlich bei 45,0 Skalenteilen oder bei — 3,08°.

Tabelle 7.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum" nach vierwöchentlicher Lagerung im Eisschrank bei 0°.

	Mittlere Kartoffel		Mittlere Kartoffel	
	Die Stücke lebten	waren erfroren	Die Stücke lebten	waren tot
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	39,4	45,7	42,0	45,2
	41,0	45,7	42,4	45,5
	41,5	45,8	43,2	45,8
	42,8	47,0	44,0	46,2
	44,0	48,5	44,5	46,4

Tabelle 8.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum“ nach vierwöchentlicher Lagerung auf Eis.

	Die Stücke lebten	waren tot	Die Stücke lebten	waren tot
Temp. in Teilstrichen	41,4	45,0	40,3	45,6
	40,6	46,2	40,5	45,8
	41,4	46,7	41,3	46,2
	42,2	46,8	42,9	47,0
	43,2	47,0	44,5	
	44,8			

Tabelle 9.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum“ nach siebenwöchentlicher Lagerung auf Eis.

	Die Stücke lebten	waren erfroren	Die Stücke lebten	waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	41,4	45,0	40,3	45,7
	42,1	45,8	40,5	46,2
	42,2	46,4	41,3	47,3
	43,4	46,9	42,9	47,5
	44,8	47,0	44,8	

	Die Stücke lebten	Die Stücke waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	43,2	45,0
	43,2	45,0
	43,4	45,2
	44,0	45,5
	44,0	45,6
	44,2	45,7
	44,5	45,7
	44,5	45,7
	44,8	45,8
	44,8	45,8

Kartoffeln, die in der Eiskiste bei + 3—4° aufbewahrt worden waren, erfroren bei 42,5 Skalenteilen oder bei — 2,91°.

Tabelle 10.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum“ nach vierwöchentlicher Lagerung bei + 3—4°.

	Mittlere Kartoffel		Mittlere Kartoffel	
	Die Stücke lebten	waren erfroren	Die Stücke lebten	waren erfroren
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	41,0	43,4	38,7	42,8
	42,0	43,5	40,0	42,8
	42,3	44,0	41,3	43,0
		45,4	42,4	44,7
		48,0		

Mittlere Kartoffel

	Die Stücke lebten	Die Stücke waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	38,7	42,8
	40,2	42,8
	41,0	43,0
	41,3	43,1
	42,0	43,4
	42,3	43,5
	42,6	43,9

Die Aufbewahrung im Kühlen hat hiernach gegenüber der Aufbewahrung in der Wärme eine Erniedrigung des Erfrierpunktes um 13,8 Skalenteile gleich 0,94° ergeben.

Zwischen den beiden Extremen, den im Warmhaus gehaltenen und den auf Eis gelagerten Kartoffeln hielten sich Kartoffeln, welche bei Zimmertemperatur (10—12°) aufbewahrt waren. Ihr Erfrierpunkt lag bei 38,5 Skalenteilen oder bei — 2,63°.

Tabelle 11.

Erfrierpunkt der Sorte „Magnum bonum" nach Lagerung bei + 10—12°.

	Kleine Kartoffel: Die Stücke lebten	Kleine Kartoffel: waren erfroren	Mittlere Kartoffel: Die Stücke lebten	Mittlere Kartoffel: waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	35,1	38,6	35,9	38,5
	37,6	38,6	36,0	39,0
	38,1	41,3	36,1	39,0
			36,3	41,1
			38,1	41,4
				41,6

Große Kartoffel

	Die Stücke lebten	Die Stücke waren erfroren
Temp. in Teilstrichen	35,5	38,5
	35,9	38,6
	36,0	38,6
	36,1	39,0
	36,3	39,0
	37,6	39,4
	38,0	39,8
	38,1	41,1
	38,1	41,3
	38,4	41,3

Ähnliche Schwankungen, wie sie die Erfrierpunkte aufwiesen, waren auch bei den Gefrierpunkten vorhanden. Die Kartoffeln „Magnum bonum" gefroren bei einer höheren Temperatur, wenn sie im Warmhause gelegen hatten, und ihr Gefrierpunkt lag tiefer, wenn sie in der Eiskiste gewesen waren.

Bei allen Kartoffeln aber, gleichviel was für eine Vorbehandlung sie erfahren hatten, war zu beachten, daß der Gefrierpunkt über dem Erfrierpunkt lag. Der Unterschied war zwar nicht groß, aber doch stets mit Sicherheit meßbar. So liegt der Erfrierpunkt der Kartoffeln aus dem Warmhause bei 31,2 Skalenteilen oder bei — 2,14°, ihr Gefrierpunkt liegt bei 29,9 Skalenteilen oder — 2,04°. Die Differenz unterhalb des Gefrierpunktes bis zum Erfrierpunkte beträgt nur 0,10°; dieser Unterschied ist sehr klein und nur mit relativ feinen Meßinstrumenten festzustellen. Es ist begreiflich, daß Müller-Thurgau mit seinen oben geschilderten unvollkommenen Hilfsmitteln das kleine Intervall zwischen Ge- und Erfrierpunkt übersah. Für die Theorie des Erfrierens ist aber dieses Intervall von Wichtigkeit; denn es zeigt, daß auch bei der Kartoffel Gefrieren und Erfrieren nicht zusammenfallen.

Der Gefrierpunkt der Kartoffeln, die im Zimmer aufbewahrt worden waren, lag bei 36,0 Skalenteilen oder bei — 2,46°, der Erfrierpunkt dagegen lag bei 38,5 Skalenteilen oder — 3,63°. Hier beträgt der Unterschied 0,17°. Am größten war der Unterschied für die Kartoffeln, die auf Eis gelegen hatten. Diese Knollen erfroren bei 45,0 Skalenteilen oder bei — 3,08°. Ihr Gefrierpunkt dagegen lag bei 38,0 Skalenteilen oder — 2,60°. Hier beträgt die Differenz fast einen halben Grad.

Diese Herabsetzung des Gefrierpunktes hat ihre Ursache in der Zuckeranhäufung, welche in der Kartoffelknolle aufgetreten war, und welche im folgenden Abschnitte des Näheren zu behandeln sein wird.

Den größten Wert an Zucker fand Müller-Thurgau[1]) mit 36,18 gr auf 1000 gr Frischgewicht.

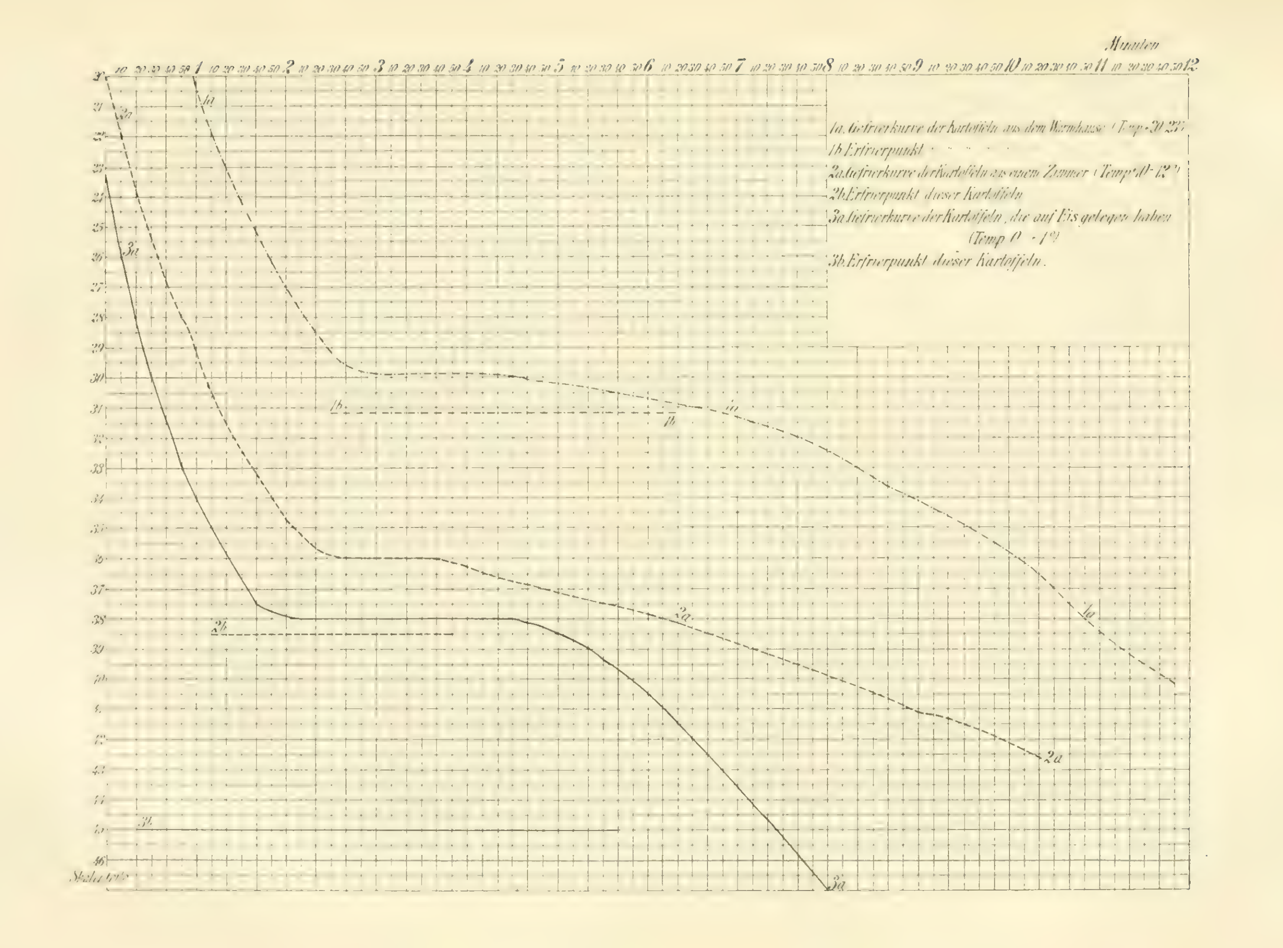
Diese Zuckermenge setzt den Gefrierpunkt um 0,434° = 6,2 Skalenteile herab. Die Differenz in den von mir beobachteten Gefrierpunkten der warm- und kaltgelegten Kartoffeln beträgt 8 Skalenteile. Der gefundene Wert stimmt ungefähr mit dem berechneten überein.

Über das Verhältnis vom Gefrierpunkt zum Erfrierpunkt geben am besten die Seite 233 eingefügten graphischen Darstellungen Aufschluß. Um den Verlauf des Gefriervorganges genauer verfolgen zu können, habe ich die Kartoffelstücke nicht in Wasser, sondern in Luft gefrieren lassen. Um aber hierbei Unterkühlungen auszuschließen, ließ ich zunächst auf dem Boden des Gefriergefäßes etwas Wasser gefrieren, auf das ich dann die Untersuchungsobjekte aufsetzte. Die Ablesungen wurden nach der Uhr von 10 zu 10 Sekunden vorgenommen.

Aus den oben dargestellten Versuchen ergibt sich das interessante Resultat, daß die Kartoffel keinen spezifischen Gefrier- und Kältetodespunkt besitzt, sondern daß diese Punkte je nach der Temperatur, welche vorher auf die Objekte eingewirkt hat, wechseln.

---

[1]) Siehe oben S. 217.


Minuten
1a. Gefrierkurve der Kartoffeln aus dem Warmhause
1b. Erfrierpunkt
2a. Gefrierkurve der Kartoffeln aus einem Zimmer
2b. Erfrierpunkt dieser Kartoffeln
3a. Gefrierkurve der Kartoffeln, die auf Eis gelegen haben
(Temp 0 - 1°)
3b. Erfrierpunkt dieser Kartoffeln.

4. Der Einfluß der Zuckerbildung auf die Lage der Erfrierpunkte.

Zur Feststellung, ob irgend welcher erkennbare Einfluß des durch Zuckerbildung gesteigerten osmotischen Druckes auf die Herabsetzung des Kältetodespunktes vorhanden ist, habe ich folgende Versuche angestellt:

Zunächst wurde in einem genau abgewogenen Quantum bei ungefähr 8° gehaltener Kartoffeln die Menge des Zuckers bestimmt und zugleich wurde der absolute Todespunkt dieser Kartoffeln festgelegt. Sie erfroren bei 39,0 Skalenteilen oder — 2,67°. Für die Kartoffeln, die 14 Tage auf Eis gelegen hatten, lag der Erfrierpunkt bei 43,7 Skalenteilen oder bei — 2,99°.

Von diesen beiden, verschieden vorbehandelten Objekten wurden Bestimmungen des im Zellsafte enthaltenen Zuckers nach den Vorschriften von Herzfeld[1]) in folgender Weise ausgeführt[2]): 150 gr Kartoffeln wurden sorgfältig zerrieben und der Saft ausgepreßt. Die Rückstände wurden mit einer abgemessenen Menge destillierten Wassers mehrmals ausgewaschen und abgepreßt. Der stark gefärbte Saft wurde mit Knochenkohle versetzt und längere Zeit gekocht, bis er klar wurde. Er wurde dann abfiltriert und solange gekocht, bis das zum Aus- und Nachwaschen verwendete Wasser verdampft war. Ich erhielt so den Saft, wie er in der Kartoffel vorlag. Um Gährung zu vermeiden, setzte ich einige Tropfen Chloroform zu.

Zur Bestimmung des Zuckers wurden folgende Lösungen nach den Vorschriften von Fehling hergestellt:

34,639 gr reinstes Kupfersulfat wurden zu 500 ccm gelöst. Das Kupfersulfat muß mehrmals umkristallisiert werden, darunter mindestens einmal aus verdünnter Salpetersäure. 173 gr Seignettesalz löst man in 400 ccm Wasser auf und setzt dazu 100 ccm Natronlauge, die 516 gr Ätznatron im Liter enthält.

Nach den Vorschriften, die Herzfeld gegeben hat, müssen 10 gr zu 50 ccm gelöst werden. Bei meinem Zuckersafte entsprachen 1 ccm nicht genau einem Gramm. Der Kartoffelsaft der Kartoffeln aus dem Zimmer hatte das spezifische Gewicht[3]) 1,0261 gr oder ein Gramm des Saftes war gleich 0,97293 ccm. Der Saft der kaltgelagerten Kartoffel wog 1,0286 gr oder ein Gramm war gleich 0,97218 ccm. 50 gr Saft — 48,61 ccm beziehungsweise 48,65 ccm Saft — füllte ich auf zu 250 ccm. Diese Mischung enthielt also laut Vorschrift in 50 ccm Lösung 10 gr der untersuchten Flüssigkeit.

---

[1]) Nach Lunge, Chemisch-technische Untersuchungsmethoden. Berlin 1900. III. S. 283—285.

[2]) Diese Untersuchungen wurden im chemischen Laboratorium der Univ. Halle mit gütiger Erlaubnis des Herrn Prof. Dr. Vorländer, dem ich für seine Förderung meiner Arbeit ergebenst danke, ausgeführt.

[3]) Diese Untersuchungen wurden mit Hilfe des Pyknometers im physikalischen Institut zu Halle ausgeführt. Für die Erlaubnis hierzu bin ich Herrn Prof. Dr. Dorn zu besonderem Danke verpflichtet.

50 ccm dieser Lösung versetzte ich mit 25 ccm Kupfersulfat und mit 25 ccm Seignettesalzlösung. Die verschiedenen Bestandteile wurden in einer Erlenmeyer-Kochflasche von etwa 300 ccm Inhalt durch Umschwenken gründlich gemischt und über einem starken Brenner in wenigen Minuten zum Sieden erhitzt. Von dem Augenblicke an, mit welchem das Kochen eintrat, erhielt ich noch genau zwei Minuten mit einem kleinen Brenner im Sieden, verdünnte dann sofort mit 100 ccm kaltem, luftfreien Wasser, um die Flüssigkeit abzukühlen und dadurch ein nachträgliches Abscheiden von Kupferoxydul zu verhindern. Als Filter benutzte ich ein Soxhletsches Filterröhrchen, in dessen Verengung ein mehrfach durchlöcherter Platinkonus und darauf eine ungefähr zwei Zentimeter hohe Asbestschicht kam. Der verwendete Asbest muß vorher besonders gereinigt werden. Ich habe ihn mit verdünnter Salzsäure ausgekocht, dann mit heißem destillierten Wasser ausgewaschen und hierauf mit Alkohol und Äther nachgespült. Unter Durchleiten von trockener Luft wird er ausgeglüht, im Exsikkator erkalten gelassen, und darauf wird das Röhrchen gewogen.

Sobald sich das Kupferoxydul etwas abgesetzt hatte, begann ich zu filtrieren. Auf das Röhrchen, das auf einer Saugflasche befestigt war, wurde ein Trichterchen aufgesetzt, der Asbest befeuchtet, die Flüssigkeit aufgegossen und die Luftpumpe angestellt. Mit kaltem Wasser wurde der Rückstand auf das Filter gespritzt. Nun wusch ich mit einem halben Liter kochenden Wassers, darauf mit 20 ccm absolutem Alkohol nach und trocknete das Asbestrohr in einem Trockenschranke. Darauf schloß ich es an einen Gasometer an, leitete trockene Luft durch und erhitzte die Stellen des Asbestes, an denen der Niederschlag lag. Durch dieses schwache Erhitzen soll einerseits das Kupferoxyd umgewandelt werden, andererseits sollen die Verbindungen, die das Kupfer mit organischen Bestandteilen eingegangen sein könnte, zerstört werden. Nun verband ich das Rohr mit einem Wasserstoffapparat, leitete zunächst langsam, dann stärker Wasserstoff durch. Durch langsames Erwärmen wurde das Kupferoxyd in metallisches Kupfer umgewandelt. Die Reduktion kann man als beendet ansehen, sobald die Wassertröpfchen, die sich während derselben gebildet haben, verdampft sind. Das Rohr ließ ich im Wasserstoffstrom erkalten und wog es dann sofort.

Ich fand für die Kartoffeln, die bei 8° gelegen hatten

0,6722 gr Zucker und
0,6788 „ „

im Durchschnitt: 0,6755 gr Zucker.

Für die Kartoffeln, die auf Eis gelegen hatten, und deren Saft noch um die Hälfte verdünnt war, die also in 50 ccm Lösung nur 5 gr Zuckerlösung enthielten, fand ich

1,042 gr Zucker und
1,039 „ „

im Durchschnitt: 1,0405 gr Zucker.

Die kaltgelagerten Kartoffeln hatten also in 14 Tagen 0,3650 gr Zucker pro 100 gr Zellsaft angehäuft.

Der Gefrierpunkt der Kartoffeln, die auf Eis gelegen haben, kann nur durch diesen Überschuß an Zucker gegenüber den warmgelegenen heruntergegangen sein. Die Gefrierpunktserniedrigung[1]) beträgt theoretisch, wenn keine Dissoziation und Zersetzung stattfindet: $m = \frac{P \cdot k}{\triangle}$.

Hierbei bedeutet:

m = Grammolekül (für $C_6H_{12}O^6 + H_2O = 198{,}1$)[2]),
P = Gramm des gelösten Stoffes in 1000 gr Lösungsmittel,
$\triangle$ = Gefrierpunktserniedrigung,
k = Konstante[3]), nur abhängig vom Lösungsmittel (für Wasser 1,9).

$$\triangle = \frac{3{,}65 \cdot 1{,}9}{198{,}1} = 0{,}0350^0.$$

Die Resultate meiner Untersuchungen waren, daß die Erniedrigung des Gefrierpunktes des Zellsaftes durch den vorhandenen überschüssigen Zucker $0{,}035^0$ beträgt, während die Erniedrigung des Gefrierpunktes unter Einfluß der Kaltlagerung $0{,}32^0$ beträgt. Irgend welcher Parallelismus zwischen diesen Zahlen ist nicht aufzufinden und damit auf experimentellem Wege nachgewiesen, daß die Erhöhung des osmotischen Druckes durch den gebildeten Zucker nicht die Ursache für die Herabsetzung des Kältetodespunktes sein kann.

In den von mir untersuchten Kartoffeln, die bei Zimmertemperatur gelegen hatten, fand ich mehr Zucker, als Müller-Thurgau[4]) für diese Temperatur hat nachweisen können. Eine Erklärung für diesen Unterschied ist darin zu suchen, daß meine Zahlen sich auf 1000 gr Saft beziehen, während Müller-Thurgau den Zucker auf 1000 gr Frischgewicht berechnet hat.

Ich muß ferner betonen, daß die gefundenen Werte nicht ganz der Wirklichkeit entsprechen, da in der Kartoffel noch geringe Mengen Rohrzuckers[5]) vorkommen. Doch ist dieser Fehler in Anbetracht des hohen Molekulargewichts und dementsprechend der geringen osmotischen Wirkung des Rohrzuckers viel zu gering, als daß er die Resultate wesentlich beeinflussen könnte. Ferner ist für die Konstante Wasser angenommen, während der Kartoffelsaft ein Gemisch verschiedener Lösungen ist. Doch kann

[1]) O. E. v. Lippmann, Chemie der Zuckerarten S. 120.

[2]) Nach Hollemann, Organische Chemie S. 234.

[3]) Meyer-Wildermann, Experimentelle Feststellungen der van t'Hoffschen Konstanten in sehr verdünnten Lösungen. Ch. Zeitung 21, 522. Zeitschr. für phys. Chemie 3, 203. 4, 497.

[4]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XI. 1882 S. 713.

[5]) Müller-Thurgau, Über die Natur des in süßen Kartoffeln sich vorfindenden Zuckers. Landwirt. Jahrb. XIV. 1885 S. 909—912, n. L. Jahrb. 1882 S. 774 ff.

wohl auch dieser Fehler vernachlässigt werden, da der Kartoffelsaft nicht allzuviel gelöste Stoffe enthalten wird. Wenigstens weicht sein spezifisches Gewicht, wie aus den Angaben auf Seite 234 ersichtlich ist, nur wenig von dem des Wassers ab.

Um den Gefrierpunkt um 0,32° herabzusetzen, wäre ein Unterschied in den Kartoffelsäften von 33,364 gr Zucker nötig. Um die Erniedrigung des Erfrierpunktes der kaltgelagerten Kartoffeln der Kartoffelsorte „Magnum bonum“ durch Erhöhung des osmotischen Druckes infolge von Zuckeranhäufung zu erklären, wären 98,008 gr Zucker und für die Maltakartoffel sogar 139,71 gr Zucker nötig. So große Zuckermengen sind aber für die Kartoffel nicht nachgewiesen. Gerade bei den Maltakartoffeln, welche frisch geerntet zum Verkauf kommen, kann die Zuckeranhäufung keine bedeutende sein; denn Müller-Thurgau[1]) weist in seiner Arbeit über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperaturen nach, daß die frisch ausgegrabenen Kartoffeln gar keinen reduzierenden Zucker haben und daß die Zuckeranhäufung infolge von Kaltlagerung bei kürzlich gereiften Kartoffeln viel langsamer vor sich geht als bei denselben Kartoffeln, die einige Monate später auf Eis gelegt wurden. Nach 30 Tagen zeigten solche Kartoffeln erst 5,50, 2,95, 14,17, 2,66, 9,48 gr Zucker auf 1000 gr Frischgewicht.

Gleichzeitig weist Müller-Thurgau[2]) nach, daß man keineswegs den Zuckergehalt der Kartoffeln bis auf jede beliebige Höhe steigern kann, sondern daß, gerade wie bei so vielen chemisch-physiologischen Vorgängen, die Wirkung abgeschwächt wird, ja ganz aufhört, wenn die Endprodukte nicht entfernt werden, so daß bei einer gewissen Konzentration des in den Zellen bereits vorhandenen Zuckers die Zuckerbildung sistiert wird.

Nach einem Aufenthalte von 20 Tagen im Eise betrug der Zuckergehalt durchschnittlich 15‰; würde die Zuckeranhäufung mit derselben Energie fortdauern, so müßten in 60 Tagen die Kartoffeln über 40‰ enthalten haben. Bei seinen vielen Untersuchungen fand aber Müller-Thurgau selbst bei Kartoffeln, die 100 Tage auf Eis gelegen hatten, sehr selten über 30‰, niemals über 40‰ Zucker.

Selbst Müller-Thurgau[3]), der mehrere hundert Kartoffeln auf ihren Zuckergehalt untersuchte, hat also niemals so große Mengen gefunden, daß sie (angenommen, die Herabsetzung der Todespunkte stehe mit der Zuckeranhäufung in irgend welcher Beziehung) eine Erklärung für die Verschiedenheit der Todespunkte abgeben könnten. Ich lasse hier einige Daten, darunter die höchsten von Müller-Thurgau beobachteten Zuckermengen aus seinen vielen Untersuchungen folgen, wobei ich die gefundenen Zuckermengen benutze, um die durch den Zucker bewirkte resp. theoretisch

---

[1]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XI. 1882 S. 780—782.

[2]) Müller-Thurgau, l. c. S. 752.

[3]) Müller-Thurgau, Über Zuckeranhäufung. Landwirt. Jahrb. XI. 1882 S. 752 ff.

mögliche Gefrierpunktserniedrigung nach der oben gegebenen Formel zu berechnen. Er fand in Kartoffeln, die bei 0° gelegen hatten:

Tabelle 12.

Kartoffelsorte „Frühe Johannisberger", bei 0° gelagert.

Dauer der Lagerung	Zuckergehalt auf 1000 gr Frischgewicht	Daraus berechnete Gefrierpunktserniedrigung
30 Tage	10,40	0,09975
	9,13	0,08757
	20,50	0,19662
	17,04	0,16343
	19,30	0,18511
	14,18	0,13600
	26,70	0,25605
	6,76	0,06484
32 Tage	25,19	0,24160
	19,41	0,18533
	24,31	0,23316
33 „	18,90	0,18127
	21,85	0,20970
35 „	19,21	0,18900
42 „	15,72	0,15090
48 „	30,31	0,2908

Tabelle 13.

Rote Rosenkartoffeln, die im Eise aufbewahrt wurden.

Dauer der Lagerung	Zuckergehalt auf 1000 gr Frischgewicht	Daraus berechnete Gefrierpunktserniedrigung
75 Tage	24,90	0,2388
	27,66	0,2653
78 „	28,48	0,2732
80 „	25,04	0,2402
	25,01	0,2400
	20,05	0,1923
	19,57	0,1877
	23,79	0,2282
100 Tage	27,16	0,2605
	30,71	0,2945
40 „	36,18	0,3470
63 „	31,66	0,3036

Aus den angeführten Zahlen geht hervor, daß im günstigsten Falle (36,18 gr Zucker in 1000 gr Frischgewicht) der Gefrierpunkt des Zellsaftes nur um 0,347° herabgesetzt werden könnte. Nimmt man nun noch an, daß der in den Kartoffeln neben dem Fruchtzucker vorhandene Rohrzucker 18 gr beträgt[1]), so würde der Gefrierpunkt bei dem fast doppelten

[1]) Müller-Thurgau, Über die Natur des in süßen Kartoffeln sich vorfindenden Zuckers. Landwirt. Jahrb. XIV. S. 885, 909—912.

Molekulargewicht des Rohrzuckers noch um ungefähr 0,087° herabgemindert werden. Im günstigsten Falle, d. h. bei der höchsten von Müller-Thurgau gefundenen Zuckermenge, würde also die Gefrierpunktserniedrigung 0,434° betragen.

Die Erniedrigung des Erfrierpunktes kaltgelagerter Kartoffeln (mit wesentlich geringerer Zuckeranhäufung) beträgt dagegen nach meinen Versuchen für „Magnum bonum“ 13,8 Skalenteile = 0,94° und für Maltakartoffeln 19,5 Skalenteile = 1,23°. Der durch Kaltlagerung aufgehäufte Zucker ist also nicht imstande, die Variabilität der Erfrierpunkte genügend zu erklären.

Ich glaube, auf Grund der von Müller-Thurgau bestimmten Werte für die Zuckeranhäufung in Verbindung mit meinen experimentell ermittelten Todespunkten für die Kartoffel sogar noch einen Schritt weitergehen und aussprechen zu dürfen, daß der in den Kartoffeln bei Kaltlagerung auftretende Zucker nicht nur das Herabsinken des Todespunktes nicht erklären kann, sondern daß aus den aufgeführten Zahlen deutlich hervorgeht, daß der größere oder geringere Zuckergehalt überhaupt nicht den geringsten Einfluß auf die Lagerung der Todespunkte der Kartoffel hat.

Wie meine Versuche (siehe Seite 229) zeigen, liegt der Todespunkt der Kartoffeln „Magnum bonum“, die bei Eistemperatur gehalten waren, bei 45 Skalenteilen = — 3,08°. Diese Ziffer wurde durch viele Versuchsreihen kontrolliert und konstant festgestellt. Zwar waren ganz geringe Schwankungen vorhanden, allein diese betrugen nie mehr als einen Teilstrich der Skala und fallen in die Fehlergrenze der Versuche. Die Schwankungen würden also hier im Höchstfalle 0,0684° betragen können.

Dagegen zeigen die verschiedenen untersuchten Kartoffeln Müller-Thurgaus so große Differenzen im Zuckergehalte, daß die Erfrierpunkte, den Zusammenhang von Gefrierpunkt und Erfrierpunkt vorausgesetzt, ganz bedeutende Differenzen aufweisen müßten. Wäre nämlich der im Zellsaft gelöste, osmotisch wirksame Zucker wirklich für das Erfrieren der Kartoffelknolle ausschlaggebend, so müßte doch der Todespunkt der kaltgelagerten Kartoffeln wenigstens ähnlich große Schwankungen aufweisen, wie die infolge der Differenzen im Zuckergehalte der einzelnen Kartoffeln eintretenden Änderungen des osmotischen Druckes schwanken. Diese Differenz ist für die frühe Johannisberger im extremsten Falle (von 6,76 gr bis 30,31 gr Zucker auf 1000 gr) = 0,2260° oder gleich 3,3 Skalenteilen, und für die rote Johannisberger (19,57 bis 36,18 gr) = 0,1593° oder gleich 2,3 Skalenteilen. Da nun einerseits die Kartoffelsorte „Magnum bonum“ und ebenso die gleichfalls von mir untersuchte Maltakartoffel im Kältetodespunkt völlige Übereinstimmung zeigen, andererseits aber die beiden Rassen, die Müller-Thurgau untersuchte, diese großen Unterschiede im Zuckergehalte aufweisen, halte ich mich zu dem Schlusse berechtigt, daß der Zuckergehalt wohl für das Gefrieren des Zellsaftes, niemals aber für das Erfrieren der Kartoffelknolle Bedeutung besitzt. Nicht auf den Kälteschutz durch Herab-

setzung des Gefrierpunktes, wie Müller-Thurgau und, ihm folgend, Pfeffer[1]) will, sondern auf die Auflösung der thermisch passiven Stärke und ihre Überführung in thermisch aktive gelöste Reservestoffe[2]), sowie auf spätere aktive Lebensvorgänge hat die Zuckeranhäufung Bezug.

Mit der abfallenden Temperatur in der kalten Jahreszeit wird die Kartoffel süß. Im Frühjahr beginnt sie zu keimen und jetzt wird der Zucker bei der Ernährung und für die kräftige Entwicklung der Triebe rasch verbraucht. So fand Müller-Thurgau bei seinen Keimversuchen mit süßen und nicht süßen Kartoffeln, daß erstere besser und schneller keimten als letztere. Die Triebe der süßen Kartoffeln übertrafen die anderen nicht nur durch ihr wesentlich gefördertes Wachstum, sondern sie besaßen auch ein bedeutend höheres Trockengewicht. Zu dem gleichen Ergebnisse, daß der Zuckergehalt ohne Einfluß auf die Todespunkte ist, gelangt man auch, wenn man die Untersuchungen, welche die Bestimmungen der Todespunkte der bei Zimmertemperatur und der bei Gewächshaustemperatur gelagerten Kartoffeln betreffen, vergleicht.

Nach Müller-Thurgau[4]), welcher diesem Thema die größte Aufmerksamkeit geschenkt hat, tritt bei + 10° die Grenze auf, von welcher ab die höheren Temperaturen einen vollkommenen Verbrauch (völlige Veratmung) des gebildeten Zuckers in der ruhenden Kartoffelknolle ergeben. Von dieser Temperatur ab nach oben ist also kein für die osmotische Spannung im Innern der Zelle in Betracht kommender Zucker mehr im Zellsaft gelöst. Trotzdem zeigen sich bei unter verschieden hoher Temperatur gehaltenen Kartoffeln die Differenzen in den Erfrierpunkten oberhalb der als Grenze anzusehenden 10° mindestens ebenso deutlich wie unterhalb dieser Grenze.

Es ist nicht abzusehen, wieso die Zuckeranhäufung in den kaltgelagerten Kartoffeln die Ursache der Erniedrigung ihres Erfrierpunktes sein soll, wenn bei den praktisch zuckerlosen Kartoffeln, welche bei + 12 und + 22,5° gelegen hatten, die gleiche Differenz in den Erfrierpunkten vorhanden ist. Der 7,3 Skalenteile = 0,49° betragende[5]) Unterschied im Erfrieren der bei höherer und der bei Zimmertemperatur gehaltenen Kartoffeln kann nicht vom Zuckergehalte ihres Zellsaftes abhängen; man wird also auch bezüglich des Einflußes des Zuckers auf die Differenzen zwischen den bei Zimmer- und bei Eistemperatur gehaltenen Kartoffeln von diesem Standpunkt aus zum Schluß kommen, daß der Zuckergehalt mit dem Erfrieren nichts zu tun hat.

Ich fasse nochmals zusammen: Nach den Darlegungen, welche ich bezüglich des Zuckergehaltes der normalen bei Zimmertemperatur gehaltenen

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. S. 317.
[2]) Mez, l. c. p. S. 127. [3]) Müller-Thurgau XI. 1882 S. 825, 826.
[4]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. 1882 S. 774.
[5]) Vgl. oben S. 228 und S. 231.

und der kaltgelagerten Kartoffel gemacht habe, kann der wesentliche Unterschied der Todespunkte, welcher z. B. bei den Maltakartoffeln von 25,5 bis 45,0 Skalenteilen, also um 1,23° schwankt, nicht von dem Zuckergehalte herrühren. Denn ein Gramm Fruchtzucker auf 1000 gr Zellsaft erniedrigt den Gefrierpunkt nur um 0,00959°. Das Gefrieren der Kartoffel könnte dementsprechend nach dem höchsten gefundenen Werte, nur bis 0,434° heruntergemindert werden. Da das Gefrierpunktsintervall 0 bis 36,15 gr = 0,434° mit dem Erfrierintervall —25,5 bis —45,0 Skalenteile = 1,23° in keinerlei erkennbarem Verhältnis steht, im Gegenteil der Erfrierpunkt ganz unverhältnismäßig tiefer liegt als der Gefrierpunkt, so hat offenbar das Erfrieren nichts mit dem Zuckergehalte zu tun. Es kann sich demnach bei der Erniedrigung des Erfrierpunktes infolge von kalter Lagerung der Kartoffel nur um eine Eigenschaft des Protoplasmas handeln, nämlich darum, daß das Protoplasma sich an kältere oder wärmere Temperaturen gewöhnt, und daß durch diese Gewöhnung die Lage der Todespunkte beeinflußt wird.

Diese Folgerung hat Müller-Thurgau, welcher, wie oben dargelegt[1]), gleichfalls die Erfrierpunktserniedrigung kaltgelagerter Kartoffeln schon beobachtet hatte, nicht gezogen, weil er sich über die Größe der durch die Zuckerbildung möglichen Gefrierpunktserniedrigung nicht klar war. Sie scheint mir ein neues Licht auf das Problem der Akklimatisation zu werfen.

Während die Praxis von lange her durch ihre Versuche dazu geführt wurde, eine direkte Akklimatisation anzunehmen, wird von wissenschaftlichkritischer Seite bisher die Entstehung frostbeständiger Rassen von Pflanzen im wesentlichen als eine Ausleseerscheinung angesehen [Müller-Thurgau[2]) und Mez[3])] in der Weise, daß im Laufe der Zeit durch Überleben der mehr frostbeständigen Nachkommenschaft allmählich immer frostbeständigere Formen gewonnen wurden. Dem widerspricht aber z. B. die Tatsache, daß bei dem Überpflanzen von Bäumen wärmerer Klimate in solche kälterer eine deutliche Gewöhnung der Exemplare an das kältere Klima eintritt, daß also eine wirkliche Akklimatisation stattfindet. Als ebensolche Akklimatisation möchte ich auch die nun zahlenmäßig nachgewiesene Tatsache bezeichnen, daß die kaltgelegten Kartoffeln eine niedrigere Kältetodestemperatur besitzen, als die bei Zimmertemperatur gehaltenen Knollen und diese wieder wesentlich niedriger erfrieren als die im Warmhaus aufbewahrt gewesenen.

5. Geschwindigkeit der Anpassung an die Außentemperatur.

Bei den geschilderten Untersuchungen über die Erniedrigung, beziehungsweise Erhöhung des Kältetodespunktes infolge der Temperatur, bei welcher die Objekte aufbewahrt wurden, ergab sich natürlich die Frage, in welcher

[1]) Siehe S. 221.
[2]) Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XV. 1886 S. 588 ff.
[3]) Mez, l. c. S. 91 Anmerkung.

Zeit die Gewöhnung des Protoplasmas an Temperaturänderungen erfolgte, das heißt, welche Zeit notwendig ist, um bei Kaltlagerung einen klaren Ausschlag der bestimmten Todespunkte nach unten, bei Warmlagerung einen solchen nach oben zu erzeugen. Ferner drängte sich die Frage auf, ob die erworbene Eigenschaft des bei tiefer oder hoher Temperatur eintretenden Todes bei Aufhebung der einwirkenden Umstände beliebig oft in entgegengesetzter Richtung veränderbar ist, oder nicht.

Ich habe in dieser Beziehung mit der Kartoffelsorte „Magnum bonum" nur wenige Versuche angestellt, am meisten dagegen mit Maltakartoffeln, von deren Verhalten im nächsten Kapitel die Rede sein wird, experimentiert und gefunden, daß der Ausschlag nach unten und nach oben schon nach sehr kurzer Einwirkung der Außentemperatur klar erkennbar ist.

Bei Kaltlagerung der Kartoffeln, die vorher bei Zimmertemperatur (+ 10 bis 12°) gelegen hatten, war nach vier Tagen ein Herabsinken des Erfrierpunktes um einen Skalenteil = 0,068° zu beobachten. Nach 15 Tagen betrug der Unterschied drei Skalenteile oder 0,34° und nach vier Wochen zehn Skalenteile = 0,68° gegen den ursprünglichen Erfrierpunkt. Faßt man die Gesamtdauer des längsten Versuches (vier Wochen) ins Auge, so fällt der Erfrierpunkt durchschnittlich in drei Tagen um einen Skalenteil = 0,068°. Von dieser Durchschnittsziffer weichen nur die den Beginn des Versuches betreffenden Zahlen und zwar wenig ab, da ich erst nach vier Tagen eine Differenz von einem Skalenteil nachweisen konnte. Doch ist der Unterschied so gering, daß er in die Fehlergrenze fällt. Außerdem ist noch als Grund für das langsamere Herabgehen des Todespunktes in den ersten vier Tagen zu berücksichtigen, daß die Kartoffeln, die vorher lange bei + 10 bis + 12° gelegen hatten, in ihrem Innern diese Temperatur besaßen. Es dauert aber eine ziemliche Zeit, ehe sie die Temperatur der umgebenden Luft annehmen. So wies Göppert[1]) nach, daß eine Kartoffel, die bei 10° gelegen hatte, sich erst in 18 Stunden auf die Außentemperatur von 5° einstellte.

Ein ganz gleiches Verhalten zeigten die Kartoffeln, die aus einer Temperatur von 10—12 in eine solche von 22,5° gebracht wurden. Auch hier betrug nach vier Tagen die Erfrierpunktserhöhung einen Skalenteil = 0,068°, nach vier Wochen neun Skalenteile oder 0,62°. Es kommen also auch hier auf einen Tag ungefähr ⅓ Skalenteil Erfrierpunktsverschiebung. Die Kartoffeln, welche auf Eis gelegen haben, erhöhen ihren Erfrierpunkt wieder, sobald sie in eine wärmere Temperatur gebracht werden. So stieg der Erfrierpunkt von Maltakartoffeln, die auf Eis gelegen hatten und deren Erfrierpunkt bei 44,5—45,1 Skalenteilen = —3,05—3,09° festgestellt worden war, in drei Wochen wieder auf 38,8 Skalenteile = —2,66°.

[1]) Göppert, l. c. S. 164—167.

Tabelle 14.

Verhalten der Maltakartoffel, welche vier Wochen auf Eis und dann wieder drei Wochen im warmen Zimmer gelegen hatte.

Kleine Kartoffel		Mittlere Kartoffel	
Die Stücke lebten	waren erfroren	Die Stücke lebten	waren erfroren
35,6	39,6	35,2	38,8 zweifelh.
37,3	41,2	36,9	42,4
		37,2	42,5
		38,8 zweifelh.	

Die Stücke lebten	Die Stücke waren erfroren.
35,2	38,8 zweifelhaft
35,3	39,1
35,6	39,6
36,2	39,7
36,3	39,9
37,2	40,8
37,3	41,9
38,2	42,4
38,5	42,5
38,8 } zweifelhaft	
38,8 } zweifelhaft	

Aus den dargestellten Ergebnissen geht hervor, daß die Gewöhnung an niedrige Temperaturverhältnisse außerordentlich rasch vor sich geht und daß ebenso die gesteigerte Außentemperatur wieder rasch den Todespunkt steigen läßt. Dieses Resultat hat eine bedeutende Wichtigkeit, wenn man bedenkt, daß es eine Vorstellung gibt von der Geschwindigkeit, mit welcher die Gewächse der kalten und der gemäßigten Klimate imstande sind, mit ihren Erfrierpunkten bei Eintritt der kalten Jahreszeit dem Absinken der äußeren Temperatur zu folgen. Auf der anderen Seite lehrt es auch verstehen, warum die im gemäßigten Europa um die Maimitte herum mit ziemlicher Regelmäßigkeit eintretenden Kälterückschläge viel größere Verheerungen anzurichten imstande sind, als die tieferen Temperaturen im Winter. Bei derart raschen Temperaturschwankungen fällt die Einstellung der Organismen auf niedere Erfriertemperaturen, welche bei allmählichem Übergang der Witterung stattfindet, natürlich hinweg. Fortgesetzte Untersuchungen an anderen Objekten werden zu zeigen haben, ob die Anpassungsfähigkeit der Kartoffel an Temperaturschwankungen eine extreme ist oder nicht. Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Kartoffel ein unterirdisches und durch die wirksame Erdisolation[1]) gegen Temperaturschwankungen normalerweise geschütztes Gebilde ist, möchte ich annehmen, daß die Einstellungsfähigkeit oberirdischer Pflanzenteile, z. B. der Winterknospen etc., eine wesentlich größere ist.

[1]) Vgl. Pfeffer, l. c. 302; desgl. Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XVI. 1886 S. 550.

b) Das Erfrieren der Maltakartoffel.

Nachdem es sich gezeigt hatte, daß bei der einheimischen Kartoffelsorte „Magnum bonum" die geschilderte Abhängigkeit zwischen Außentemperatur und Erfriertemperatur besteht, hatte es ferner Interesse, eine unter günstigeren Bedingungen gewachsene, das heißt aus wärmeren Klimaten stammende Kartoffel auf die gleichen Verhältnisse zu untersuchen. Ich wählte als Untersuchungsobjekt eine kleine, eirunde, gelbe Frühkartoffel, welche unter dem Namen Maltakartoffel in den Monaten Mai-Juni in Halle überall zum Verkauf ausliegt. Zunächst überzeugte ich mich durch mikroskopische Untersuchung, daß die zu untersuchenden Kartoffeln dieser Sorte in ihrem Reifezustand demjenigen der untersuchten Sorte „Magnum bonum" entsprachen.

Von der Erfahrung ausgehend, daß bei unreifen Kartoffeln die Leukoplasten an den Stärkekörnern noch in bedeutenderer Größe zu beobachten sind und daß die Anhäufung der Stärke in den Zellagen unter der peripheren Korkschicht bei unreifen Kartoffeln eine sehr lockere ist, habe ich die Überzeugung gewonnen, in meinen Maltakartoffeln vollkommen ausgereifte Objekte vor mir zu haben. Die Stärkebildner waren beinahe ganz reduziert, zum Teil überhaupt verschwunden, auch die Anhäufung der Stärke unter der Oberhaut entsprach den bei der Sorte „Magnum bonum" gefundenen Verhältnissen.

Bei der Untersuchung dieser Kartoffelsorte ergab sich nun das Resultat, daß die gleiche Beeinflussung der Todespunkte durch die vorausgegangene Temperatur auch bei der Maltakartoffel vorhanden war. Zur Veranschaulichung füge ich hier einige Versuchergebnisse ein, die zeigen, daß bei Zimmertemperatur der Todespunkt der Maltakartoffeln bei 34,3 Skalenteilen gleich —2,35° lag; daß dieselbe Sorte nach vierwöchentlichem Liegen im Warmhause bei 25—26 Skalenteilen gleich —1,71—1,78° erfror und daß sie auf Eis gelagert ihren Todespunkt auf —3,0° herabsinken ließ.

Tabelle 15.

Verhalten von Maltakartoffeln, die bei Zimmertemperatur gelegen haben.

Kleine Kartoffel		Große Kartoffel	
Die Stücke lebten	waren erfroren	Die Stücke lebten	waren erfroren
32,3	34,3	23,4	34,7
33,5	35,7	27,8	35,5
		29,8	36,8
		31,2	37,3
		33,0	38,0
		34,2	
Die Kartoffeln lebten		Die Kartoffeln erfroren	
29,8	32,9	34,3	36,4
30,7	33,0	34,3	36,8
31,2	33,5	34,7	37,3
31,2	33,9	35,5	37,6
32,5	34,2	35,7	38,0

Die Kartoffeln, die vier Wochen im Warmhause bei 22,5° gelegen hatten, erfroren bei 25—26 Skalenteilen = —1,78°.

Tabelle 16.

Verhalten der Maltakartoffeln, die vier Wochen im Warmhause lagen.

Kleine Kartoffel		Mittlere Kartoffel	
Die Stücke lebten	waren erfroren	Die Stücke lebten	waren erfroren
21,0	28,8	22,5	26,5
21,7	26,0	23,3	27,0
23,5	26,8	23,5	27,3
25,0		24,3	27,6
		25,1	28,8
			29,3
Die Kartoffeln lebten		Die Kartoffeln erfroren	
21,7		25,8	
22.5		26,0	
23,3		26,0	
23,5		26,5	
23,5		26,8	
24,3		27,0	
24,3		27,1	
24,8		27,3	
25,0		27,3	
25,1		27,6	

Der Todespunkt der Kartoffeln, die auf Eis gelegen hatten, war auf 45,0 Teilstriche = —3,08° gesunken.

Tabelle 17.

Verhalten von Maltakartoffeln, die sechs Wochen auf Eis lagen.

Mittlere Kartoffel			
Die Stücke lebten		Die Stücke waren erfroren	
39,8	40,6	45,2	45,4
43,0	41,7	46,0	46,3
44,5	42,8	47,1	47,2
45,0	45,0		48,5
Die Kartoffeln lebten		Die Kartoffeln erfroren	
42,1		45,1	
42,3		45,2	
42,8		45,4	
43,0		46,0	
44,5		46,3	
44,7		47,1	
45,0		47,2	
45,0		47,8	
45,0		48,5	
45,0		48,6	

Verglichen mit den oben für „Magnum bonum“ gegebenen Zahlen sei auf das zweite Ergebnis dieser Untersuchungen hingewiesen, daß nämlich die beiden oberen Todespunkte dieser Kartoffelsorte höher liegen als die der Sorte „Magnum bonum“. Dagegen fällt der untere Todespunkt, das heißt derjenige, welcher nach vierwöchentlicher Eislagerung erzielt wird, mit dem Todespunkte von „Magnum bonum“ genau zusammen.

Dieses Ergebnis bestätigt meine oben gemachten Ausführungen über die Möglichkeit der Akklimatisation von Pflanzen insofern, als sich auf das klarste zeigt, daß die Maltakartoffeln an sich die Einwirkungen des milderen Klimas, unter welcher sie gewachsen ist, in der Lage ihrer oberen Todespunkte zeigt, daß aber dieselbe Knolle imstande ist, sich auch niederen Temperaturen anzupassen, und zwar ebensogut wie Kartoffelsorten, die bei kühleren Temperaturen ihre Vegetation durchführen.

II. Das Erfrieren der Kartoffeltriebe.

1. Abhängigkeit der Kältetodespunkte von der Außentemperatur.

Es war nun von Interesse, weiter zu untersuchen, ob sich die gleichen Verhältnisse bezüglich des Erfrierens, wie sie bei den Knollen gefunden wurden, auch bei den grünen zellsaftreichen Trieben der Kartoffel nachweisen lassen. An sich war zu erwarten, daß die Kartoffeltriebe sich etwas anders verhalten würden als die Knollen, und zwar aus folgendem Grunde: Während die Knollen Reservestoffspeicher darstellen, welche auch in der Heimat der Kartoffel bestimmt sind, die Pflanzen über eine relativ kühle Zeit hinweg am Leben zu erhalten, während also bei ihnen eine Anpassung an die Überwindung klimatischer Schädigungen zu erwarten war, ist dies bei den Kartoffeltrieben in keiner Weise der Fall. Die Kartoffeltriebe sind ihrer ganzen Natur nach Organe, welche in der Natur der Kälte weniger ausgesetzt sind als die Knollen, bei welchen also eine geringere Fähigkeit zur Ertragung der Kälte vorausgesetzt werden konnte. Dieses stimmt mit der allgemein beobachteten Erscheinung überein, daß auf den Feldern Kartoffeltriebe schon bei Außentemperaturen zugrunde gehen, bei welchen die Kartoffelknollen unbeschädigt bleiben. Die Untersuchung der Kartoffeltriebe war also deswegen wünschenswert, weil die eventuelle Konstatierung der bei den Knollen gefundenen Reaktionsfähigkeit auf Kälte bei ihnen aus den angeführten Gründen weniger wahrscheinlich war und weil sowohl das Auftreten, wie das eventuelle Nichtauftreten dieser Reaktionsfähigkeit interessant ist.

Es hat sich bei den in folgenden darzustellenden Untersuchungen gezeigt, daß die Kartoffeltriebe in ganz ähnlicher Weise ihren Erfrierpunkt erniedrigen, beziehungsweise erhöhen, wenn sie vorher bei erniedrigter oder erhöhter Temperatur gehalten wurden. Ferner hat sich herausgestellt, daß die Erfrierpunkte der Triebe keineswegs in allen Teilen die gleichen sind, sondern daß sich Basis, Mitte und Spitze desselben Triebes wesentlich verschieden

verhalten. Zunächst seien die Ergebnisse meiner Versuche mitgeteilt, die zeigen, daß die gleiche Einstellungsfähigkeit der Triebe auf niedere oder höhere Erfriertemperaturen vorhanden ist wie bei den Knollen.

Ich habe diese Versuche, die viel zeitraubender waren als die mit den Kartoffelknollen, hauptsächlich mit den Trieben der Sorte „Magnum bonum“ durchgeführt und bei ihr die besten Resultate erhalten. Die Triebe der Maltakartoffeln verhielten sich theoretisch ebenso wie die von „Magnum bonum“, nur waren hier die Ausschläge geringer. Die folgenden Tabellen zeigen das Verhältnis der Triebe von „Magnum bonum“, die bei Zimmertemperatur und auf Eis gehalten wurden.

Tabelle 18.

Todespunkte von Trieben, die bei Zimmertemperatur gehalten wurden.

	Die Triebe lebten		
	Untere Teile		Mittlere Teile
Temp. in Teilstrichen (1 = 0,0684°)	29,6		30,0
	30,5		35,1
	30,7		36,2
	31,4		36,4
	31,5		37,2
			37,5
	Die Triebe waren erfroren		
Temp. in Teilstrichen	32,6	34,7	38,8
	32,7	35,4	38,8
	33,0	35,7	39,4
	33,8	36,7	40,3

Der Todespunkt der unteren Teile der Triebe liegt also zwischen 31,5 bis 32,6 Skalenteilen = — 2,16 bis — 2,23°, die der mittleren 37,5 bis 38,8 Skalenteilen = — 2,57 bis — 2,66°. Dadurch, daß die Triebe keinen einheitlichen Todespunkt hatten, wurden die Untersuchungen ganz wesentlich erschwert. Mein Bestreben mußte es sein, möglichst gleich lange und gleich gut entwickelte Exemplare zu untersuchen. Auch durfte ich natürlich nur Teile miteinander vergleichen, die sich möglichst genau entsprachen, da ich sonst falsche Werte für die einzelnen Teile erhalten haben würde.

Tabelle 19.

Todespunkt von Trieben, die drei Wochen auf Eis gelegen haben.

Die Triebe lebten	
Untere Teile	Mittlere Teile
29,0	34,3
29,8	35,8
32,2	36,5
33,7	36,7
34,0	38,3
34,2	38,7

Die Triebe waren erfroren	
Untere Teile	Mittlere Teile
34,5	40,1
35,2	40,0
36,2	41,1
37,8	42,6
38,2	44,3
39,0	46,3

Der Todespunkt der unteren Teile der Triebe liegt demnach bei 34,5 Skalenteilen = —2,36°, der mittleren bei 38,7 bis 40,1 Skalenteilen gleich — 2,65 bis 2,74°. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß die Triebe von „Magnum bonum“, die drei Wochen auf Eis gelegen haben, ihren Erfrierpunkt um 0,20 bis 0,13° beziehungsweise 0,08° erniedrigt haben. Die Maltakartoffeltriebe erfroren zwischen 31,0 und 32,4 Skalenteilen = —2,12 bis 2,14°. Für die oberen Teile lag der Kältetodespunkt nur wenig höher, Durch dreiwöchentliche Lagerung auf Eis erniedrigte sich ihr Erfrierpunkt nur um 0,05 bis 0,07 Grad.

Es ist bemerkenswert, daß bei den Trieben die gleiche Lagerung der tiefsten Todespunkte, die bei den Kartoffelknollen aufgefallen war, hier nicht vorhanden ist, sondern daß die Maltakartoffeltriebe einen wesentlich höheren tiefsten Todespunkt zeigen als die bei uns gezogenen Kartoffeln. Ich möchte in diesem Verhalten eine erblich gewordene Akklimatisation der Triebe der im kälteren Klima gezogenen Sorte „Magnum bonum“ sehen. Meine hier gewonnenen und genau bestimmten Resultate bestätigen die nur im allgemeinen beobachteten und mit ungenauen Zahlen belegten Befunde früherer Autoren.

Die Anpassung der grünen Teile einer Pflanze an höhere oder niedere Temperaturen ist eine bekannte Erscheinung. Höchst zweifelhaft ist, ob es mit ihr zusammenhängt, daß die tropischen Gewächse im allgemeinen eher erfrieren als die Pflanzen der gemäßigten und kalten Zone[1]). Hier dürften erbliche Eigenschaften vorliegen. Auch die große Kälteresistenz der hochalpinen Gewächse ist kein direkter Beweis für diese Anpassungsfähigkeit. Dagegen sprechen für eine solche Versuche Haberlandts und Göpperts mit einheimischen Pflanzen. Haberlandt[2]) fand, daß Keimpflanzen, die bei 18 bis 20° C. aufgewachsen waren, schneller erfroren als die bei + 8° gezogenen Keimlinge. Göppert[3]) versetzte *Senecio vulgaris, Fumaria officinalis, Poa annua,* die schon Kältegrade bis zu — 9° ausgehalten hatten, in ein Gewächshaus, dessen Temperatur zwischen + 12 bis 18°

[1]) Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. S. 302.

[2]) Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen der Keimpflanzen. 1877 S. 948. Bot. Jahrb. 1879 S. 259.

[3]) Göppert, Wärmeentwicklung in den Pflanzen, 1830 S. 63.

schwankte. Als er sie nach 15 Tagen in die freie Luft brachte, erfroren sie schon bei — 7°. Andere Pflanzen der gleichen Art, die während der ganzen Zeit im Freien geblieben waren, blieben unversehrt.

2. Verhalten verschiedener Teile der Kartoffeltriebe.

Was nun das Verhalten der Teile eines Kartoffeltriebes gegen Kälte betrifft, so habe ich gefunden, wie es schon aus den Tabellen im vorhergehenden Abschnitte hervorgeht, daß die Fähigkeit, Kälte zu ertragen, von der Basis zur Spitze zunimmt. Dies Ergebnis drückt sich in folgenden bei der Sorte „Magnum bonum" gewonnenen Untersuchungsresultaten aus:

Tabelle 20.

Untere Teile des Kartoffeltriebes. Bis zu 12 cm Höhe

Die Stücke lebten			Die Stücke waren erfroren		
26,4	26,7	24,9	32,0 zweifelh.	32,6	32,2 zweifelh.
26,6	27,0	27,6	33,9	33,4	32,6
27,4	27,5	29,9	35,0	35,0	35,6
28,3	29,5	30,3	36,4	37,0	36,5
30,3	30,0	30,8	37,3		37,7
30,5	31,5	31,2	41,0		
			43,8		

Mittlere Teile des Triebes. 12 bis 20 cm Höhe

Die Stücke lebten		Die Stücke waren erfroren	
24,1	30,0 zweifelh.	38,4 zweifelh.	38,8
25,5	35,1	39,6	39,4
36,1	36,4	41,1	40,0
37,2	36,2	41,5	40,6
37,5	37,2	44,4	45,5
	37,2		47,0

Obere Teile des Triebes. 20 cm und höher

Die Stücke lebten		Die Stücke waren erfroren	
38,8	39,2	47,3	46,5
41,7	39,5	47,5	48,1
43,6	42,3	48,5	50,3
43,9	42,8	48,8	52,5
44,3	44,4	49,0	
46,5			

Das Ergebnis, daß die unteren Teile mehr, die oberen weniger frostempfindlich sind, stimmt mit den Beobachtungen anderer Forscher, insbesondere mit denen Göpperts überein. Es sei darauf hingewiesen, daß bezüglich dieser Frage die landwirtschaftliche Praxis bezüglich der Kartoffeltriebe nicht zu den gleichen Ergebnissen kommen wird und kann, wie die experimentelle Untersuchung.

Bei Maifrösten, welche das Kartoffelkraut vernichten, zeigt sich nirgends, daß die Basis der Kartoffelstengel erfroren ist, während die Spitze noch lebendig geblieben ist. Im Gegenteil erfrieren die Spitzen häufig, während

die Basis unversehrt bleibt und durch neue Verzweigung den Ausfall der Spitzen wieder auszugleichen imstande ist. Dies rührt aber nicht daher, daß auf dem Acker die Basis der Kartoffeltriebe widerstandsfähiger ist als die Spitze, sondern hat offenbar die Ursache darin, daß die Lufttemperatur in der Nähe des Erdbodens allermeist höher ist als diejenige in einiger Entfernung vom Boden.

Wie bereits angedeutet, ist es eine auch von anderen Autoren festgestellte Tatsache, daß die äußersten Teile von Trieben gegen die Kälte besonders widerstandsfähig sind, daß also die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte von der Basis eines Krauttriebes nach der Spitze hin zunimmt. Ich weise zum Beleg dieser Behauptung hauptsächlich auf die von Noll[1]) über die Knospen niedergelegten Ergebnisse hin. Auch möchte ich hier darauf hinweisen, daß ich nur von den Trieben, nicht aber von den Blättern spreche, daß also die so auffällige Erscheinung abgefrorener Kartoffelblätter an den Trieben zur Beurteilung meiner Ergebnisse nicht herangezogen werden darf, denn es muß ganz ausdrücklich betont werden, daß in Anbetracht der dünnen Textur und des ganzen auf Verdunstung hinzielenden Baues der Blätter hier infolge der Ausstrahlung sowohl wie infolge der Wärmebindung durch die Verdunstung wesentlich andere Temperaturverhältnisse vorliegen, als sie auf einen festen, radiär gebauten Stamm einwirken. Die bedeutend größere Frostempfindlichkeit der Blätter geht aus den Beobachtungen Göpperts[2]) hervor.

Dieser[3]) kommt auf Grund seiner Versuche dazu, als allgemeine Regel aufzustellen, daß an ein und derselben Pflanze die jungen Blätter und Triebe länger der Einwirkung allmählich eintretender Kälte widerstehen als die älteren gleichartigen Teile. Es fragt sich nun, welche Gründe für das verschiedene Verhalten der verschieden alten Teile des Kartoffeltriebs vorhanden sind. Hier tritt zunächst einmal die Frage nach der Zellgröße auf, welcher insbesondere von Pfeffer[4]) und Molisch[5]) eine gewisse Bedeutung beigelegt wird. Pfeffer[4]) spricht die Meinung aus, daß die Fähigkeit, ganz außerorordentlich niedere Temperaturen zu ertragen, wie sie Pictet[6]) und andere für niedrige Kryptogamen nachgewiesen haben, wohl damit zusammenhängen könnte, daß bei kleineren und kleinsten Zellen andere Adsorptionsverhältnisse des Zellsaftes vorliegen als bei größeren Zellen.

Ich glaube, daß die Zellgröße als solche bei der Kartoffel mit den Todespunkten nichts zu tun hat, und zwar werde ich zu diesem Schlusse dadurch geführt, daß bei gleicher Zellengröße im Trieb und in der Knolle die Triebe höher gelagerte Erfrierungspunkte haben als die Knollen. Man

---

[1]) Noll, Über frostharte Knospenvariationen. Landwirt. Jahrb. XIV. 1885 S. 707—712.

[2]) Göppert, l. c. S. 96 u. ff. [3]) Göppert, l. c. S. 12—23 und S. 98, 99.

[4]) Pfeffer, l. c. II. S. 313. [5]) Molisch, l. c. S. 18, 19.

[6]) Pictet, Archiv d. scienc. phys. et natur. d. Genève 1893 III. sér. Vol. 30 p. 311.

könnte gegen diese Auffassung einwenden, daß die Adsorptionsverhältnisse des Zellsaftes nicht nur durch die umgebenden Membranen, sondern auch durch die Inhaltsbestandteile einer Zelle beeinflußt werden, daß also bei gleicher Größe die Adsorption in einer mit Stärkekörnern erfüllten Zelle wesentlich bedeutendere Höhen erreicht als in einer leeren. Dem kann ich nicht zustimmen aus einem theoretischen und aus einem, meinen Beobachtungen entspringenden Grunde. Die Vorstellung von der Abhängigkeit des Erfrierpunktes von den Adsorptionsverhältnissen ist entstanden unter der physikalischen Erfrierungstheorie, welche Erfriertod und Austrocknungstod für gleichbedeutend erklärte.

Mez[1]) hat bereits darauf hingewiesen, daß dasjenige Wasser, welches als Adsorptionswasser in Frage kommt, unter allen Umständen, also auch bei höheren Temperaturen, so fest mit den Zellbestandteilen und besonders mit den Salzen, welche im Zellsaft vorhanden sind, verbunden ist, daß eine Loslösung dieses Wassers überhaupt nicht in Frage kommt. Dieses Wasser wird auch durch die niedrigsten Temperaturen nicht von den Salzen abgespalten in der Weise, daß alles Wasser für sich gefrieren würde und das Salz rein für sich ausfallen ließe, sondern die konzentrierte Salzlösung (eutektisches Gemisch) erstarrt wie ein einheitlicher Körper. Nur wenn alles Wasser für sich erstarren würde, könnte intensivste Austrocknung in Frage kommen. Ebenso wie das durch Salze, verhält sich auch das durch Adsorption gleichfalls molekular gebundene Wasser. Ferner aber habe ich bei Messungen und Vergleich der Zellgrößen in verschieden hohe Erfrierpunkte aufweisenden Teilen des Kartoffeltriebes keine das verschiedene Verhalten erklärenden Differenzen gefunden.

Hier muß selbstverständlich von der Spitze mit ihrem mehr oder weniger embryonalen Gewebe abgesehen werden. Ist aber das Stadium der Fertigstellung der Zellen erreicht, so ändern diese, wenigstens bei der Kartoffel, ihre Größe nicht mehr. Auch bezüglich ihres Inhaltes ist keinerlei besondere Differenz zu beobachten und trotzdem bleiben die Unterschiede bezüglich des Erfrierpunktes bestehen. Daraus geht hervor, daß es sich auch hier nicht um roh physikalische Ursachen handeln kann, welche den Erfrierpunkt bedingen, sondern daß die feine, physikalisch uns noch unbekannte Konstitution des Protoplasmas an den Teilen, welche verschiedene Erfrierpunkte zeigen, eine verschiedene sein muß.

3. Die Kältewiderstandsfähigkeit embryonaler Gewebe.

Aus den angegebenen Gründen schließe ich, daß die Zellengröße mit dem Erfrierpunkte, wenigstens was die Kartoffel anbetrifft, nichts zu tun hat und ich kann dementsprechend in der geminderten Größe der embryonalen Zellen gleichfalls nicht den Grund sehen, weswegen die Kartoffeltriebe an ihrer Spitze die tiefstgelegenen Erfrierpunkte zeigen.

---

[1]) Mez, l. c. S. 95.

Hier ist nun zunächst die Frage zu beantworten, ob nicht vielleicht die Menge des Zellsaftes eine Ursache für das verschiedene Verhalten der Triebe sein könnte; denn wie im allgemeinen die embryonalen Gewebe plasmareich und zellsaftarm sind, so ist dies auch bei der Kartoffel im besonderen der Fall. Es müßte, wenn die Menge des Zellsaftes für die Erfriertemperatur von wesentlicher Bedeutung wäre, irgend eine auffällige Beziehung zwischen Zellsaftmenge und Erfriertemperatur sich finden lassen. Dem ist aber nicht so. Ich habe in der Spitze der Kartoffeltriebe, und diese müßte die typischsten Resultate unzweifelhaft ergeben, keinen Unterschied bezüglich der Erfriertemperaturen gefunden, wenn ich die Thermonadel in das wasserarme äußerste Gewebe der Vegetationsspitze, oder wenn ich sie in das wasserreiche Gewebe der Zone der inneren Ausbildung versenkte. Beide Zonen verhalten sich bezüglich ihrer Erfriertemperatur so gleich, daß ein Unterschied auch nicht einmal durch Teilstriche des Galvanometers, das heißt durch hundertstel Grad, ausgedrückt werden kann, und daß die geringen manchmal konstatierten Schwankungen unter allen Umständen innerhalb der Fehlergrenze der Versuche fallen.

Dagegen sind die Differenzen zwischen der Zone der inneren Ausbildung und der tieferliegenden Zone, wie oben dargestellt, beträchtlich und können jeden Augenblick mit vollster Sicherheit nachgewiesen werden. Die Zone der inneren Ausbildung der Zellen und die Zone der definitiv fertiggestellten Zellen sind aber, wie jeder Schnitt zeigt, bezüglich der Zellgröße nicht wesentlich verschieden. Aus diesen Gründen schließe ich, daß es nicht die geringere Menge des Zellsaftes in den wachsenden Spitzen ist, welche die Erniedrigung des Erfrierpunktes bedingt, sondern auch hier sehe ich die Ursache in einer vor der Hand nicht aufklärbaren Eigenschaft des jüngeren Protoplasmas im Gegensatz zum älteren.

Auf Grund seiner vielfachen, wenn auch rohen Untersuchungen kommt auch Göppert[1]) zu dem Schlusse, daß der größere oder geringere Gehalt an Zellsaft für das Erfrieren der Pflanzen ganz unwesentlich ist. Die Empfänglichkeit der Pflanzen für den Einfluß der Kälte sieht er in den verschiedenen Zuständen der „Vitalität", in welchen sich die Pflanze in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen befindet. Nur dann ist der Wassergehalt den Pflanzen schädlich, wenn sie durch Aufnahme einer zu großen Feuchtigkeitsmenge in einen kränklichen Zustand versetzt worden sind, oder wenn ihre Entwicklung direkt gehemmt wurde.

Auf ein besonderes Verhalten des jüngeren Protoplasmas im Gegensatz zum älteren weisen in gleichmäßiger Übereinstimmung sowohl die von Molisch und Mez gewonnenen Resultate hin, wie auch nicht veröffentlichte, welche Daehne bei der Untersuchung absoluter Kältetodespunkte niederer Wasserorganismen gewonnen hat. Daehne hat gefunden, daß bei der Abkühlung von *Enteromorpha intestinalis* der Todespunkt bereits länger ausgebildeter

[1]) Göppert, l. c. S. 57.

Zellen ein höher liegender ist, als derjenige von jüngeren Zellen, deren Teilung eben erst erfolgt ist. Für derartige Versuche ist *Enteromorpha intestinalis* ein vortreffliches Objekt, weil bei der Einschichtigkeit des aufgeschlitzten Thallus die Zellen in ein sehr regelmäßiges Netz geordnet sind und daher alle völlig gleichmäßig übersehen und beurteilt werden können. Der Eintritt des Todes kann sowohl durch eine geringe Verfärbung der Zellen, wie insbesondere durch die sofortige Desorganisation des Protoplasmas (körniger Zerfall desselben) aufs leichteste beobachtet werden; auch ermöglicht sich hier die plasmolytische Reaktion auf Leben oder Tod mit besonderer Sicherheit. Ferner hat *Enteromorpha intestinalis* die für die Untersuchung günstige Eigenschaft, daß bei ihr frisch gebildete Zellwände durch geringere Dicke der trennenden Membran mit Leichtigkeit als jugendlich erkannt werden können, auch wenn die neu gebildeten Zellen bereits zur gleichen Größe wie die umliegenden herangewachsen sind.

Daehne hat beobachtet, daß diese jugendlichen Zellen einen wesentlich tieferen Erfrierpunkt aufweisen als die umgebenden älteren. Über die absoluten Erfrierpunkte wird Daehne voraussichtlich selbst genauere Angaben machen. Wodurch diese Eigenschaft des jüngeren Protoplasmas, diese konstatierte Kälteresistenz, welche diejenige der älteren Zellen übersteigt, bedingt wird, kann bis jetzt noch nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es wäre nicht unmöglich, daß es sich um Ernährungsdifferenzen des Protoplasmas handelt.

Durch Noll[1]) und Göbel[2]) wurde in klarer Weise auf die Eigenschaft der jugendlichen Zellen hingewiesen, daß diese gleichwie Parasiten die Nährstoffe aus dem umliegenden Gewebe an sich reißen. Durch Molisch[3]) wurde die interessante Entdeckung gemacht, daß bei mehreren Blättern (*Nicotiana Tabacum, Primula sinensis, Campanula pyramidalis* u. a.) die Schließzellen der Spaltöffnungen eine wesentlich höhere Kälteresistenz aufweisen als die übrigen Zellen der Epidermis.

Es ist bekannt, daß die Spaltöffnungsschließzellen bei den allermeisten höheren Pflanzen und speziell bei den von Molisch untersuchten sich vor den übrigen Epidermiszellen durch den Besitz von Chlorophyllkörnern, das heißt durch eigene Assimilation, auszeichnen. Die mechanische Erklärung Schwendeners[4]) über die Funktion der Schließzellen als Öffnungs- und Schließungsmechanismus der Spaltöffnung hat zur Voraussetzung, daß die gebildeten Assimilate in größerer Menge in den Schließzellen verbleiben und nicht, wie dies in den eigentlichen Assimilationsgeweben der Fall ist, rasch

---

[1]) Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Zentralblatt, Band XXIII. S. 281, 321, 401.

[2]) Siehe auch Göbel, Die Regeneration. Wissensch. Ergebnisse des intern. botanischen Kongresses, Wien 1905 S. 226.

[3]) Molisch, l. c. S. 30—33.

[4]) Schwendener, Monatsberichte der Berl. Akademie 1881 S. 833. Sitzungsberichte der Berl. Akademie 1889 S. 65.

in unlösliche Form umgewandelt beziehungsweise abgeführt werden. Aus dieser Anhäufung von Assimilaten in den Schließzellen, und zwar aus einer Anhäufung in osmotisch wirksamer Form (Zucker) wird von selbst eine besonders intensive Ernährung der Protoplasten der Schließzellen verständlich.

Ich lasse es aber dahingestellt, ob diese Erklärung, welche rein spekulativer Art und, was die Kartoffel betrifft, vor der Hand jeder experimentellen Prüfung unzugänglich ist, mit der Wirklichkeit übereinstimmt. Eine gewisse Erklärung, warum gerade die jungen Zellen eines Gewebes vor den älteren eine erhöhte Kälteresistenz voraushaben, dürfte aber auf dem angegebenen Wege doch möglich sein. Denn hier sei auch auf die Erfahrung der Praxis hingewiesen, welche gezeigt hat, daß gut ernährte Bäume gegen Kälte wesentlich widerstandsfähiger sind, als schlecht ernährte[1]). Derartige Erwägungen, wie ich sie hier bezüglich des Ernährungszustandes des Protoplasmas angedeutet habe, sind auch anderen nicht fremd. Vor allem weist Müller-Thurgau[1]) darauf hin. Er ist der Ansicht, daß alles, was die Ernährung einer Pflanze nachteilig beeinflußt, auch die Widerstandsfähigkeit gegen Frost vermindert. Durch Förderung des Assimilationsvorganges wird eine Kräftigung der Pflanzen erzielt. Je besser die überwinternden Teile der Pflanze mit Reservestoffen versehen sind, desto eher werden sie im allgemeinen dem Froste zu widerstehen vermögen. Er läßt es unentschieden, ob die Reservestoffe selbst schützend wirken, oder ob durch die gleichen Umstände, durch welche die Assimilation begünstigt wird, auch die Widerstandsfähigkeit der Protoplasten gesteigert wird. Müller-Thurgau[2]) macht auch darauf aufmerksam, daß für die größere Frostempfindlichkeit im Warmhaus gezogener Pflanzen nicht nur die Anpassungsmöglichkeit heranzuziehen ist, sondern daß auch hier Ernährungsvorgänge eine Rolle spielen könnten. Die im Warmen gewachsenen Stengel und Blätter sind infolge ihres raschen Wachstums weniger gut ernährt, was sich schon dadurch kund gibt, daß sie im selben Entwicklungsstadium reicher an Wasser sind als Pflanzen, welche bei niederer Temperatur gezogen wurden.

Die gleiche Hypothese, daß die Frostresistenz innerhalb gewisser Grenzen zusammenhängt mit dem Ernährungszustand der Protoplasten, macht auch das Verhalten der Kartoffelknolle bei verschiedenen Temperaturen verständlich. Müller-Thurgau[3]) weist in seinen Untersuchungen über die Zuckerbildung in kaltlagernden Kartoffeln darauf hin, daß bezüglich des Protoplasmas von einem Hunger- und einem Sättigungszustand gesprochen werden kann. Der Hungerzustand macht sich in der Weise geltend, daß der gesamte aus der Stärke gebildete Zucker sofort verbraucht wird, während im gesättigten Zustande ein Überschuß von Zucker im Zellsaft vorhanden ist.

[1]) Müller-Thurgau, Über das Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. XV. 1885 S. 543—545.

[2]) Müller-Thurgau, l. c. S. 543.

[3]) Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. XI. 1882 S. 774 u. 789.

Nach Müller-Thurgau[1]) liegt, wie oben bereits erwähnt, die Grenze dieser beiden Zustände des Kartoffelprotoplasmas ungefähr bei + 10°.

Da nun nach meinen Untersuchungen mit herabgesetzter Außentemperatur die Kälteresistenz steigt und da nach den zitierten Untersuchungen von Müller-Thurgau der Ernährungszustand des Protoplasmas mit herabgesetzter Außentemperatur sich bessert, mit steigender Außentemperatur aber sich mindert, so würden meine Anschauungen über die Ursachen der verschiedenen Kälteresistenz verschieden behandelter Kartoffelteile mit denen von Müller-Thurgau in diesem Falle aufs vortrefflichste übereinstimmen.

III. Spezielle Fragen.

a) Ersatz einer einmaligen tiefen Temperatur durch langandauernde etwas höhere Temperatur.

Im Laufe der Untersuchungen drängte sich die Frage auf, ob ein einmaliges Herabsinken der Temperatur unter das spezifische Minimum ersetzt werden kann durch längeres Verweilen der Pflanze bei einer Temperatur wenig über ihrer Todestemperatur. Diese Frage ist von theoretischem Interesse; sie betrifft nämlich die Grundanschauungen über den Kältetod des Protoplasmas. Wenn eine kurzandauernde tiefe Erniedrigung der Temperatur durch eine länger andauernde etwas geringere Erniedrigung ersetzt werden kann, so ist es wahrscheinlich, daß der Tod des Protoplasmas durch Energieentzug eintritt. Ist dagegen dieser Ersatz nicht möglich, sondern wird der Tod nur durch Abfallen der Temperatur unter das spezifische Minimum bedingt, so dürften es Zerfallerscheinungen im Protoplasma sein, welche zum Tode führen (vgl. oben S. 217).

Diese Frage ist schon von Göppert[2]) in Angriff genommen worden. Er ging bei seinen Versuchen von der Beobachtung aus, daß bei der Einwirkung vorübergehender nächtlicher Fröste auf exotische Gewächse, die im Freien als einjährige oder in Töpfen als perennierende Pflanzen gezogen werden, in den meisten Fällen nur einzelne Teile, einzelne Blätter erfrieren, die ganzen Pflanzen aber keineswegs getötet werden, obgleich in solchen Nächten die Kälte oft — 2 bis — 3° beträgt. Dieselben Pflanzen werden aber schon bei — 1° getötet, wenn die niedere Temperatur 24 bis 28 Stunden anhält. Die von Göppert untersuchten Pflanzen befanden sich in Töpfen und wurden an den geeigneten Tagen der Einwirkung der Atmosphäre übergeben. Reichte die Kälte hin, ihre Säftemasse völlig zum Erstarren zu bringen, so fand er alle in der heißen Zone ursprünglich einheimischen Gewächse nach dem Auftauen vernichtet.

Diese Untersuchungen Göpperts können meiner Meinung nach nicht als für unsere Fragestellung entscheidend angesehen werden, da nicht feststeht,

[1]) Müller-Thurgau, l. c. S. 74.
[2]) Göppert, l. c. S. 63—65.

bei welcher Temperatur das spezifische Minimum der untersuchten Pflanzen liegt und wieweit und wie lange sie abgekühlt wurden. Vor allem aber wissen wir nicht, welche Temperatur im Innern der Pflanzen selbst vorhanden war, da diese sich durch Ausstrahlung tief unter die Temperatur der umgebenden Luft abkühlen können[1]).

Hier sind ferner die Untersuchungen von Molisch[2]) zu berücksichtigen, welcher fand, daß in einer Temperatur zwischen + 1,4 und + 3,7 ^{0} die Blätter von *Episcia bicolor* Hook. nach 18 Stunden, mitunter auch schon früher, zahlreiche braune Flecke zeigten. Aber auch hier ist nicht bewiesen, ob dieser Tod nicht auch durch ein Herabsinken der Temperatur unter das spezifische Minimum herbeigeführt worden ist. Der Kältetodespunkt dieser Pflanze ist nicht bekannt, doch dürfte er über 0 ^{0} liegen, wie ich aus folgenden Angaben Molischs schließe: Blätter von *Episcia bicolor* wurden in Eiswasser gelegt und in einem Kalthause aufbewahrt, dessen Temperatur + 2 bis + 5 ^{0} hatte. Die Temperatur des die Blätter umgebenden Wassers war 0 bis + 1 ^{0}. Einzelne Blätter zeigten schon nach drei Stunden braune Flecken, waren also getötet. Die Blätter waren hier also bei + 1 ^{0} unter das spezifische Minimum abgekühlt; denn das Verfärben der erfrorenen Teile wird, ganz entsprechend dem Verhalten der Kartoffel, nicht sofort mit dem Tode der betreffenden Gewebe eintreten, sondern erst nach einigen Stunden bemerkbar werden. Es ist nun aber sehr leicht möglich, daß der Kältetodespunkt von *Episcia bicolor* noch höher liegt und daß sie schon bei einer Temperatur (+ 1,4 ^{0}) erfriert, wie sie das Kalthaus bei seinen Temperaturschwankungen aufwies.

Im Gegensatz zu *Episcia bicolor* steht das Verhalten mehrerer anderer (*Eranthemum nervosum* R. Br., *Sinningia Lindeni, Euphorbia splendens* Boj.) Pflanzen, die nach Molisch's[3]) Angaben erst nach 20tägigem Aufenthalt im Kalthause absterben. Ich halte dafür, daß es sich hier nicht um einen primären Tod durch Erfrieren handelt, sondern daß das Absterben dieser Pflanzen als eine sekundäre Folgeerscheinung der kalten Temperatur anzusehen ist. Durch die Kälte werden viele Lebensprozesse gestört. Die Atmung sinkt auf ein Minimum herab, der osmotische Austausch zwischen den Zellen ist, wenn überhaupt noch vorhanden, so doch nur noch sehr gering. Es können sich schädliche Stoffwechselprodukte ansammeln, die das Protoplasma töten, es kann schon durch die Kälte an und für sich eine Störung im chemischen Aufbau und in der Tätigkeit des Plasmas herbeigeführt werden. Aus einem solchen Grunde erklärt sich wohl auch das von Pfeffer[4]) beobachtete Absterben der Keimwurzeln von *Cucurbita Pepo* und *Phaseolus vulgaris,* nachdem sie vier Wochen bei 0 bis + 1 ^{0} verweilt hatten. In allen diesen Fällen ist, um mich kurz auszudrücken, nicht aus-

[1]) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. S. 304.

[2]) Molisch, l. c. S. 56—65.

[3]) Molisch, l. c. S. 61, 62. [4]) Pfeffer, l. c. S. 298.

geschlossen, daß kein echter Erfriertod, sondern eine durch niedere Temperatur bedingte letal endende Krankheit der Pflanzen vorlag.

Ich suchte die Frage, ob einmaliges Überschreiten des spezifischen Minimum durch länger andauerndes Verweilen dicht über der Todestemperatur ersetzt werden kann, auf folgende Weise zu lösen: Von einer Anzahl Kartoffeln wurden je drei gleiche Stücke ausgewählt. Das eine derselben wurde zur Bestimmung des Todespunktes benutzt, das zweite in der Weise behandelt, daß die Temperatur des Todespunktes gerade eben einen Augenblick lang erreicht wurde, während das dritte Stück verschieden lange Zeit wenig über der Todestemperatur gehalten wurde. Um die Temperatur des Untersuchungsobjektes auf einem gewünschten Punkte beliebig lange halten zu können, ersetzte ich das kleine Gefriergefäß durch ein großes von ungefähr einem Liter Inhalt. Das Wasser, in dem ich bisher die Kartoffelstücke hatte gefrieren lassen, ersetzte ich durch ein Gemisch von Wasser und Glyzerin. Glyzerin hat die Eigenschaft, den Gefrierpunkt des Wassers bedeutend herabzusetzen. Durch Zusatz einer geringen Menge von Glyzerin oder von Wasser hatte ich es in der Hand, den Gefrierpunkt des Gemisches um Bruchteile eines Skalenteils zu erhöhen, beziehungsweise zu erniedrigen. Das Untersuchungsobjekt konnte ich auf diese Weise mit Leichtigkeit mehrere Stunden hindurch bei derselben Temperatur halten.

1. Versuchsreihe:

Die Kartoffel erfror bei 38,5 Skalenteilen = 2,63°. Stücke einen Augenblick auf — 38,7 Skalenteile = — 2,65° abgekühlt, waren erfroren. Stücke eine halbe Stunde bei 32,5 bis 33 Skalenteilen = — 2,22 bis 2,26° lebten.

2. Versuchsreihe.

Die Kartoffel erfror bei 39,2 Skalenteilen oder bei — 2,68°. Stücke einen Augenblick auf 39,5 Skalenteile = — 2,70° abgekühlt, waren erfroren. Stücke eine Stunde bei 33,5 bis 34,5 Skalenteilen = — 2,29 bis — 2,36° gehalten, lebten. Desgleichen Stücke, welche zwei Stunden zwischen 24,5 bis 25,0 Skalenteilen = — 1,68 bis 1,71° gehalten wurden.

3. Versuchsreihe.

Die Kartoffel erfror bei 39,0 Skalenteilen = — 2,67°. Stücke einen Augenblick auf 39,5 Skalenteile = — 2,70° abgekühlt, waren erfroren. Stücke eine Stunde bei 33,0 bis 33,5 Skalenteilen = — 2,22 bis — 2,29° gehalten, lebten.

4. Versuchsreihe.

Die Kartoffel erfror bei 38,7 Skalenteilen = — 2,65°. Stücke einen Augenblick auf 38,9 Skalenteile = — 2,67° abgekühlt, waren erfroren. Stücke zwei Stunden zwischen 33,7 bis 34,0 Skalenteilen = — 2,31 bis — 2,33° gehalten, lebten.

Aus den dargestellten Untersuchungsergebnissen geht hervor, daß eine einmalige tiefe Abkühlung, wenigstens bei der Kartoffel, nicht durch länger

anhaltende weniger tiefe Kälte ersetzt werden kann; dementsprechend sehe ich in dem Kältetod der Kartoffelstücke eine Zerfallerscheinung ihres Protoplasmas und befinde mich so mit der bereits oben angegebenen Definition von Pfeffer[1]) und Mez[2]) bezüglich des Kältetodes in Einklang, welche in diesem Tode das Resultat einer Erniedrigung der Temperatur unter das spezifische Minimum der betreffenden Pflanzen sehen.

b) Wirkung öfters wiederholt eintretender Kälte.

Die letzte Frage, deren Untersuchung mir oblag, betraf das von Göppert[3]) bereits behandelte Problem, welchen Einfluß wiederholt einwirkende, aber den absoluten Todespunkt nicht erreichende Kälte ausübt. Eine lange Erfahrung hat bisher mit ziemlicher Gewißheit nachgewiesen, daß niedere Temperatur am nachteiligsten einwirkt, wenn Wärme und Kälte in kurzen Zwischenräumen häufig wechseln. Göppert nimmt an, daß durch die wiederholten Fröste und durch das darauf folgende Auftauen die Intensität des Lebens vermindert wird und so Pflanzen bei Frostgraden zugrunde gehen, bei denen sie unter gewöhnlichen Umständen nicht beschädigt worden wären.

Aus Göpperts Versuchen geht hervor, daß Pflanzen wohl mehrmals unter 0° abgekühlt werden können, daß sie aber bei oftmaliger Wiederholung absterben. Er ließ *Euphorbia Lathyris* bei — 4° völlig erstarren. Daß diese Pflanze gefroren ist, läßt sich leicht daran erkennen, daß die Blätter, die im gewöhnlichen Zustande wagerecht ausgebreitet sind, mit ihren Spitzen sich senken, so daß sie dem Stengel anliegen. Als er die Pflanze darauf in ein warmes Zimmer von + 18° brachte, taute sie bald auf und die Blätter nahmen ihre ursprüngliche wagerechte Stellung wieder ein. Ganz ebenso verhielt sich *Euphorbia Lathyris,* als sie an demselben Tage noch zweimal, und am folgenden Tage dreimal bei ziemlich gleicher Temperatur gefrieren lassen wurde. Beim Auftauen nahmen die Blätter fast mit derselben Schnelligkeit ihre Anfangsstellung wieder ein. Jedoch schon in den letzten Versuchen erhoben sich die Blätter nicht mehr völlig zu der horizontalen Lage, am dritten Tage endlich fand dies fast gar nicht mehr, oder doch nur in geringerem Grade statt. Die Pflanze sezernierte zwar noch Milch, starb aber im Verlauf von acht Tagen ungeachtet sorgsamer Pflege. Die Pflanze war also hier infolge wiederholter Einwirkung relativ geringer Frostgrade vernichtet, denn *Euphorbia Lathyris* hält im Freien im unbedeckten Zustande 10 bis 12° unter Null längere Zeit hindurch aus, ohne geschädigt zu werden.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führten die Versuche, die Göppert mit *Lamium purpureum, Alsine media, Capsella Bursa pastoris, Poa annua, Senecio vulgaris, Chelidonium majus, Statice Armeria, Cheiranthus Cheiri,*

---

[1]) Pfeffer, l. c. S. 314—318. [2]) Mez, l. c. S. 96.
[3]) Göppert, l. c. S. 61, 62.

Brassica oleracea, Helleborus niger anstellte. Diese Pflanzen wiesen keine Beschädigungen auf, wenn sie vier- bis sechsmal hintereinander — 3 bis — 4° ausgesetzt wurden, wurde jedoch das Experiment häufiger wiederholt, so gingen sie alle zugrunde, obgleich die ersten fünf Pflanzen im Freien, ohne gegen die Kälte geschützt zu sein, — 9 bis — 10° und die übrigen sogar — 12 bis — 13° aushalten, ohne dabei von der Kälte vernichtet zu werden.

Eine Andeutung eines ganz ähnlichen Verhaltens der Kartoffelknolle bei wiederholter Abkühlung und darauf folgender Erwärmung finden wir ebenfalls bei Göppert[1]) erwähnt bei der Wiedergabe der Untersuchungen, die Einhof über die chemische Veränderung in der Kartoffel infolge von Einwirkungen des Frostes beschrieben hat. Einhof[2]) fand zunächst die bereits oben von mir im Anschluß an Versuche von Müller-Thurgau ausführlich behandelte Erscheinung der Zuckerbildung in kalt lagernden Kartoffeln auf, ferner aber machte er die für die vorliegende Frage interessante Beobachtung, daß die süßgewordenen Kartoffeln an Süßigkeit zunahmen, wenn sie abwechselnd einer Temperatur von 8 bis 12° Reaumur über und 1 bis 2° Reaumur unter dem Gefrierpunkt ausgesetzt wurden. Indessen vermochten sie den Wechsel dieser Temperatur nicht oft zu ertragen, ohne dabei getötet zu werden.

Bei meinen eigenen Untersuchungen betreffs der Frage, ob die Kartoffel mehrmalige Abkühlung bis kurz über ihren Erfrierpunkt aushalte, bin ich auf folgende Weise vorgegangen: Von einer großen Kartoffel stellte ich den Todespunkt fest. Andere Stücke derselben Kartoffel wurden in der Weise behandelt, daß sie teils ein-, teils mehrmals in rascher Folge fast bis zu ihrem Erfrierpunkte abgekühlt wurden. Die nachfolgenden Tabellen geben die Resultate dieser Untersuchungen wieder.

Tabelle 21.

Wirkung öfters wiederholter Abkühlung.
Die untersuchte Kartoffel erfror bei 32,0 Skalenteilen = — 2,20°.

1. Versuch

Abgekühlt auf	wieder erwärmt
25,2 Skalenteile	
26,4 „	+ 15°
23,2 „	+ 15°

Das Stück lebte.

2. Versuch

Abgekühlt auf	wieder erwärmt
25,2 Skalenteile	
24,1 „	+ 15°
24,8 „	+ 15°

Das Stück lebte.

3. Versuch

Abgekühlt	wieder erwärmt
24,6	54,5
25,7	26,2
23,3	34,0
25,4	

Das Stück lebte.

4. Versuch

Abgekühlt	wieder erwärmt
22,1	12,0
25,2	22,5
24,9	18,0
23,5	36,5
25,6	

Das Stück lebte.

---

[1]) Göppert, l. c. S. 35; siehe auch Müller-Thurgau, Landwirt. Jahrb. XI. 1881 S. .

[2]) Einhof, Chemische Untersuchungen der Kartoffel in Gehlens Neuem allgem. Journal der Chemie. 4. Band, Berlin 1805 S. 473 u. ff.

Tabelle 22.

Wirkung öfters wiederholter Abkühlung.

Die untersuchte Kartoffel erfror bei 34,0 Skalenteilen = —2,33°.

1. Versuch.

Abgekühlt	Erwärmt
27,0	15,0
28,5	11,0
28,0	14,0
28,5	22,5
28,5	28,5
29,0	

Dieses Stück war sehr geschwächt. Das Leben war nicht ganz sicher festzustellen.

2. Versuch.

Abgekühlt	Erwärmt
32,2	14,0
29,0	23,0
31,3	25,3
32,5	8,0
28,3	8,5
29,0	7,0
30,0	18,5
30,0	

Das Stück war völlig erfroren.

3. Versuch.

Abgekühlt	Erwärmt
26,5	5,0
28,5	10,0
27,5	4,0
27,5	28,0
27,0	27,0
29,2	31,0
28,5	17,5
29,0	7,2
29,0	13,6
29,8	

Das Stück war erfroren.

Meine Untersuchungen bestätigen, wie aus den Tabellen ersichtlich ist, die Angaben Göpperts im allgemeinen und die Einhofs im besonderen. Die Kartoffelknolle verhält sich fast genau so, wie die von Göppert untersuchten grünen Pflanzen. Auch die Kartoffel kann mehrmals abgekühlt werden, ohne dadurch geschädigt zu werden. Wird sie aber sechsmal einer Temperatur ausgesetzt, die nahe bei ihrem Todespunkte liegt, so wird sie schwer geschädigt. Wird sie noch häufiger abgekühlt, so wird sie getötet. Dieses Verhalten erklärt sich aus dem Pfefferschen[1]) Satz, daß keine Inanspruchnahme ganz spurlos an den Pflanzen vorübergeht.

Durch meine Untersuchungen wird die von Göppert und mit ihm von den praktischen Landwirten und Gärtnern behauptete Tatsache, daß wiederholter Frost geringerer Grade unter Umständen mehr schädige als einmal erreichte tiefe Temperatur, experimentell bewiesen. Göpperts Versuche können nicht als beweiskräftig angesehen werden, weil bei ihnen die Innentemperaturen der Versuchspflanzen nicht ermittelt worden sind. Dies ist aber völlig unerläßlich.

Es sei hier nur daran erinnert, daß ein ins Freie gestellter Pflanzenteil keineswegs nur bis zu der Temperatur abgekühlt zu werden braucht, welche das Quecksilberthermometer in der umgebenden Luft angibt, sondern daß, wie allgemein bekannt[2]), infolge der Strahlung unter Umständen im Innern der Pflanzen erheblich tiefere erreicht werden.

---

[1]) Pfeffer, l. c. S. 301. [2]) Pfeffer, l. c. S. 304.

Auf der anderen Seite ist von Müller-Thurgau[1] und mit besonderem Nachdruck von Mez[2]) darauf hingewiesen worden, daß infolge der beim Gefrieren eintretenden Produktion latenter Wärme die Temperaturkurve im Innern eines Organes keineswegs der Außentemperatur parallel zu verlaufen braucht, sondern daß sie, und zwar nun nach oben hin, im Innern aufs wesentlichste von der Außentemperatur abweichen kann.

Bevor diese und ähnliche Fehlerquellen nicht experimentell sorgfältig ausgeschaltet sind, ist die Behauptung, daß eine Pflanze eine gewisse Temperatur infolge ihres Aufenthaltes in Luft von dieser Temperatur angenommen haben müsse, unbewiesen und kann vollkommen unrichtig sein. Erst genaue Messungen über die erreichte Temperatur im Innern geben die Berechtigung, Schlüsse zu ziehen, wie sie Göppert im Vorstehenden gezogen hat.

Diese Schlüsse sind richtig. Auch nach meinen Versuchen kann die Kartoffel bei einer wesentlich über ihrem Erfrierpunkt liegenden Temperatur getötet werden dadurch, daß man sie oft abkühlt.

Auch diese Erfahrung spricht aufs klarste gegen die physikalische Erfrierungslehre und deutet an, daß es sich bei dem Kältetod der Pflanzen um einen Protoplasmazerfall handle, welcher nicht durch Wasserentzug erklärt werden kann. Denn klarer Weise kann bei den häufig sich folgenden Gefrier- und Auftauversuchen innerhalb der kurzen Zeit (meine Versuche haben jeweils den Zeitraum eines Vor- oder Nachmittags nicht überschritten) die Zusammensetzung des Zellsaftes sich nicht wesentlich geändert, jedenfalls nicht derart umgewandelt haben, daß wesentlich andere Gefrierpunkte beim Erstarren der osmotisch wirksamen Lösungen hätten vorhanden sein können. Es muß also die Konstitution des Protoplasmas sein, welche für die Lage der Erfrierpunkte maßgebend ist. Wie diese Veränderung eintritt und sich kennzeichnet, ist durch die Versuche dargelegt; worauf sie beruht, steht völlig dahin.

Die Veränderung des Protoplasmas ist der Grund für die höhere Lage des Todespunktes bei öfters rasch abgekühlten Kartoffelstücken in völlig gleicher Weise wie es eine Veränderung des Protoplasmas ist, welche bei warmgelegten Kartoffeln den Todespunkt gleichfalls in die Höhe schnellen läßt. Diese Veränderung des Protoplasmas bedeutet in praktischer Beziehung eine Schwächung desselben und macht sich nicht nur bezüglich der Todespunkte bemerklich, sondern kann, wie schon Göppert klar hervorhebt, wenn der Tod nicht gewollt wird, eine Erkrankung der Pflanzen bewirken, welche zum Tod führt.

Für die Lehre von dem Erfrieren der Pflanze hat aber diese Krankheit eine geringere Bedeutung, weil ihre physikalische Unterlage, was die Konstitution des Protoplasmas betrifft, vor der Hand nicht erforschbar ist und weil die Symptome der Erkrankung selbst mit dem Kältetod als solchem im strengsten Sinne nichts zu tun haben.

---

[1]) Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1886 S. 454 u. 486 u. ff.

[2]) Mez, l. c. S. 94.

Inhaltsangabe.

Einfluss der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau.)

Von **Ernst Pringsheim jun.**

Einleitung.

Bei Gelegenheit einer früheren Arbeit über Heliotropismus (*19*) hatte ich mir vorgenommen, den Gründen nachzugehen, die zu der Laboratoriumsregel geführt haben, daß zu feineren Versuchen über die Lichtkrümmungen der Pflanzen etiolierte Keimlinge genommen werden sollen. Welche Vorteile werden dabei erreicht, worin zeigt sich überhaupt der Einfluß vorhergehender Verdunkelung oder Beleuchtung auf die heliotropische Krümmung?

Nur natürlich ist es, daß man die Objekte dem in Richtung und Stärke wechselnden Einfluß der Sonnenbeleuchtung entzog, um gerades, gleichmäßig reagierendes Material zu bekommen. Das war aber offenbar nicht der einzige Grund; man beabsichtigte, wie das an vielen Orten ausgesprochen ist, einen günstigen Einfluß auf die Empfindlichkeit der verwendeten Keimpflanzen. Welcher Art aber dieser Einfluß im einzelnen ist, darüber finden sich nur an wenigen Stellen in der Literatur Angaben, die sich noch dazu scheinbar widersprechen. In Wirklichkeit fügen sie sich sehr gut einer einheitlichen Betrachtungsweise, nur waren die hierauf zielenden Beobachtungen — Experimente scheint niemand angestellt zu haben — zu spärlich, als daß ein klares Bild zu zeichnen möglich gewesen wäre.

Literaturbesprechung.

Die ersten Angaben über den Einfluß der Vorbeleuchtung auf die Lichtreaktion fand ich in Strasburgers Arbeit über die Schwärmsporen (*29*, 39). Er gibt an, daß die bei starker Beleuchtung erwachsenen Schwärmer sich nach einer Lichtintensität hin bewegen, die auf solche, die in schwachem Licht gewachsen sind, schon abstoßend wirkt.

Für phanerogame Keimlinge findet Wiesner (*30*, I, 9), der, ohne den Grund anzugeben, schon ganz im Anfang seiner Monographie über den Heliotropismus, seine Pflanzen und sogar Weidenzweige etioliert benutzt, daß die im Dunkeln gewachsenen Pflänzchen „empfindlicher" sind als am Licht gewachsene, d. h. daß sie vor seiner Gasflamme schneller reagieren. Auch Wiesners Versuche, die untere Intensitätsschwelle für die heliotropische Reaktion aufzufinden (*31*), wurden daher, ebenso wie die seines Schülers Figdor (*5*) mit etiolierten Pflanzen angestellt, da, wie letzterer sagt „es bekannt ist, daß etiolierte Pflanzen »lichtempfindlicher« sind als am Licht gezogene". Große Empfindlichkeit wird also als gleichbedeutend mit tiefer Lage der Reizschwelle angesehen, bei Wiesner aber, wie eben gesagt, auch mit schneller Reaktion.

Es folgt Oltmanns (*20*) mit seiner Arbeit über photometrische Bewegungen, in der das durch Strasburger bekannte zum Teil gerade nach der für uns wichtigen Seite hin weiter ausgebaut wird. Er achtet genauer auf die Wirkung der Belichtung auf die innere Disposition, was z. B. daraus hervorgeht, daß er (*20*, 190) ausdrücklich hervorhebt: „Auch von der vorgängigen Beleuchtung ist die Lichtstimmung abhängig. Es konnte eine Differenz zwischen beiden Kästen (mit *Volvox*) insofern konstatiert werden, als in dem einmalig verdunkelten eine unverkennbare Neigung der Kugeln vorhanden war, mehr ins Dunkle zu gehen." Und weiterhin (p. 231): „Von der vorgängigen Beleuchtung sehen wir die Sprossen ebenso abhängig wie die phototaktischen Pflanzen." Wie Oltmanns als erster den Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Heliotropismus richtig erfaßte, so ist bei ihm auch der Einfluß der Vorbelichtung auf die heliotropische Stimmung klar hervorgehoben und diese als innere Disposition von den äußerlich sichtbaren Merkmalen des Etiolements unterschieden[1]). Aus allen diesen Angaben

---

[1]) Wie ich aus eigenen Beobachtungen hinzufügen kann, hat die Schnelligkeit des Wachstums, die bei etiolierten Pflanzen auch nach dem Wechsel der Beleuchtung eine Zeitlang größer ist als bei am Licht gezogenen, keinen Einfluß auf die Länge der Reaktionszeit, denn etiolierte und ergrünte Pflanzen begannen ihre geotropische Krümmung gleich schnell, wenn sie im Dunkeln wagerecht gelegt wurden. Dagegen hat starke Beleuchtung einen verzögernden Einfluß auf die geotropische Aufrichtung, der vielleicht einfach in der Wirkung auf das Wachstum seine Ursache hat und bei hoher Intensität beinahe zur Sistierung der Aufkrümmung führen kann.

Daß auch der Mangel des Ergrünens im Dunkeln für die Veränderung der Disposition nicht in Betracht kommt, läßt sich leicht mit Hilfe der Sachsschen Glocke

geht also hervor, daß im Dunkeln gewachsene Pflanzen „empfindlicher“ sind, d. h. daß sie eine niedrigere Reizschnelle haben und auf eine, diese etwas überschreitende Intensität schneller reagieren als am Sonnenlicht gewachsene.

Nun ist es aber andererseits bekannt, daß es eine Lichtintensität gibt, von der ab bei weiterer Verstärkung die Reaktionszeit nicht mehr ab-, sondern zunimmt. Wird dieser Punkt bei Pflanzen, die an Licht „gewöhnt“ sind, nicht auch verschoben sein, solchen gegenüber, die im Dunkeln gewachsen sind? Und in welcher Weise?

Auch darüber finden wir bei Oltmanns eine Angabe, die aber wenig Beachtung gefunden zu haben scheint, obgleich sie bei oberflächlicher Betrachtung der herrschenden Meinung von der größeren „Empfindlichkeit“ etiolierter Pflanzen zu widersprechen scheint, und bei tieferem Eingehen Licht auf das Wesen der Stimmung zu werfen geeignet ist. In seiner Arbeit über positiven und negativen Heliotropismus (*21*, 14) gibt nämlich Oltmanns an, daß sowohl bei Bogenlicht als bei hellem Tageslicht im Dunkeln gezogene Keimlinge langsamer reagieren als am Licht gewachsene (vergl. loc. cit. p. 9 für *Hordeum,* dasselbe für *Phycomyces* p. 10). An dieser Stelle ist nichts zur Erklärung dieses auffallenden Phänomens gesagt, und doch war sich Oltmanns, wie aus gelegentlichen Andeutungen hervorgeht, klar über das Verhältnis der Stimmungshöhe zur Reaktion bei verschiedenen Helligkeiten. Es sei auf seine Kurve (Taf. IV, Fig. 2) und die dazu gehörige Bemerkung auf Seite 231 seiner ersten dieses Thema behandelnden Arbeit verwiesen (*20*).

Der Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen leuchtet aber aus der Darstellung nicht ohne weiteres ein und wurde mir selbst erst nach eingehenderer Beschäftigung mit dem Gegenstande und eigenen Experimenten klar. Ich glaube daher nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß das Verhalten verschieden gestimmter Pflanzen bei schwächerem und stärkerem Licht nicht als allgemein bekannt gelten darf[1]).

Nur so sind die, mir ganz unverständlichen Angaben zu erklären, die Czapek (*2*, 6) darüber macht, wie er die durch Umstimmung verursachten Störungen vermieden haben will. Zu diesem Zwecke benutzte er diejenige

---

zeigen, die nur rotgelbes Licht durchläßt. Unter dieser gezogene Pflanzen verhalten sich wie im Dunkeln gehaltene. Dagegen reagieren solche, die unter der Kupferoxydammoniakglocke gezogen wurden, so wie solche, die einem wenig geschwächten Tageslicht ausgesetzt waren.

Ein weiterer Beweis liegt darin, daß, wie unten gezeigt wird, die Umstimmung lange vor Beginn des Ergrünens erfolgt.

[1]) So teilte mir Herr Dr. Ohno mündlich eine im Pfefferschen Laboratorium gemachte Beobachtung mit, die er sich nicht erklären konnte, die aber hierher gehört. Er fand, daß *Avena*-Keimlinge, die etwa eine Stunde am Tageslicht auf dem Teller des Klinostaten rotiert hatten, nachher vor einer Auerlampe, nur durch eine Kühlküvette von dieser getrennt, schneller reagierten als solche, die unmittelbar aus dem Dunkeln kamen.

Lichtintensität, bei der die betreffenden Keimlinge am schnellsten reagierten, die sogen. optimale. Da Czapek, wie ich annehme, mit etiolierten Keimlingen gearbeitet hat, so ist es klar, daß schon in der zum heliotropischen Effekt führenden Beleuchtung selbst ein Grund zur Umstimmung gegeben war. Darin bietet doch die „optimale" Lichtstärke keinen Vorteil vor den anderen. Meiner Meinung nach liegt nur dann nicht die „Gefahr" der Umstimmung vor, wenn man mit Pflanzen arbeitet, die schon vorher in der betreffenden Beleuchtung gewachsen sind.

Da in Pfeffers Handbuch auf die Bedeutung der Stimmungsverhältnisse nur nebenher an verschiedenen Stellen hingewiesen ist (*23*, z. B. 550, 627, 773), ist aus ihm schwer ein klares Bild über den Stand der Frage zu gewinnen. Seiner Darstellung liegt der Gedanke zugrunde, daß die Art und Weise, wie ein Organismus sich gegen die Einwirkungen der Außenwelt verhält, von dessen inneren und äußeren Dispositionen durchaus abhängig ist. Deren Gesamtheit wird allgemein als Sensibilität des betreffenden Organismus gegen den Reizanlaß bezeichnet (loc. cit. 548), und als Stimmung der durch äußere oder innere Anlässe veränderliche Zustand dieser Sensibilität; während ich mit etwas schärferer Fassung des Begriffes das quantitative Verhältnis der Reizstärke zur Größe der Reaktion als von der Stimmung abhängig bezeichne und daher unter der Stimmungshöhe eines Organs denjenigen physiologischen Zustand verstehe, der es bewirkt, daß ein Reizanlaß von irgendwelcher Intensität eine Reizreaktion von einer bestimmten Art und Größe veranlaßt. Diese Auffassung vom Wesen der Reizstimmung als einer spezifischen Disposition, — nicht des Gesamtorganismus, sondern der reizbaren Struktur —, die zum Wesen der Reizbarkeit selbst gehört und gewissermaßen deren Steuerung, je nach den äußeren Verhältnissen übernimmt, will ich als eins der Resultate dieser Arbeit am Schlusse eingehender zu begründen suchen.

Im übrigen beruht meine Arbeit ganz auf der Überzeugung, die Pfeffer wiederholt ausspricht, daß die Reizstimmung überall die Art der Reaktion beeinflußt, und daß auf die verschiedenartigste Weise, zum Beispiel auch durch den Reizanlaß selbst, eine Verschiebung der inneren Dispositionen stattfinden kann. Gerade den letzten Punkt, die Verschiebung der Stimmungshöhe durch den tropistischen Reiz selbst, hielt ich für ein Eindringen in das Wesen der Reizstimmungen für besonders geeignet und hoffte darin auch Anhaltspunkte für ein späteres Studium des quantitativen Einflusses differenter Reize zu finden.

Deshalb ist es mir, als Grundlage für die späteren Erörterungen, wichtig festzustellen, daß Pfeffer (*23*, 627) der einzige ist, der ausdrücklich darauf hinweist, daß der zur Reaktion führende, tropistische Reiz bei etiolierten Pflanzen selbst schon ein Grund zur Erhöhung der Stimmung ist und sein muß. Oltmanns hat diese Veränderung während der Reaktion auch beobachtet, aber sie offenbar auf die lange Versuchsdauer geschoben und als eine Ausnahme gegenüber den gewöhnlichen physiologischen Experimenten

betrachtet, denn er ist der Meinung, daß eine Umstimmung ein langwieriger Prozeß sei. Das geht daraus hervor, daß er (20, 231) Wiesners Befund mit den Worten anführt: „Schon eine zwölfstündige Beleuchtung schraubt bei etiolierten Pflanzen die Lichtstimmung bedeutend herauf“; während in Wirklichkeit die Veränderung der Stimmung mit der Belichtung beginnt.

Aus meiner Besprechung der Literatur ergibt sich wohl, daß selbst, wenn man alles Bekannte zusammennimmt, noch recht vieles aufzuklären ist; folgende Fragen bleiben unbeantwortet:

1. Wie verhalten sich Pflanzen verschiedener Stimmung bei schwacher und starker Beleuchtung?

2. Wie lange Zeit ist nötig, um eine Veränderung der Stimmung herbeizuführen?

3. Kann die Stimmung in beiden Richtungen in gleicher Weise verschoben werden oder bleibt eine einmal erreichte hohe Stimmung der Pflanze bestehen?

4. Wie ist der genaue Verlauf der Kurve, die die Stärke der heliotropischen Reaktion bei verschiedenen Lichtintensitäten ausdrückt und wie wird sie durch Veränderung der Stimmung beeinflußt?

5. Wie kommt die Optimumkurve zustande, die bei einer Reizintensität schon zu sinken anfängt, wo von einem schädigenden Einfluß des Lichtes noch keine Rede sein kann?

Selbstverständlich ergaben sich bei der Bearbeitung dieser Fragen noch weitere, die auch, soweit das möglich war, in Angriff genommen wurden, so daß die Untersuchung schließlich mancherlei neues brachte. Aber auch aus dem Angeführten geht wohl hervor, daß vieles nur durch das Experiment zu entscheiden war und daß es geboten war, den Veränderungen im physiologischen Zustand durch besondere Untersuchungen nachzugehen, anstatt sie nur als lästige „Launen“ des Objektes zu betrachten.

Methodik.

Zu meinen Versuchen bedurfte ich einer einigermaßen konstanten Lichtquelle. Es kam also nur künstliches Licht in einem verdunkelten Raume in Betracht. Der erste Teil der Versuche wurde in dem Dunkelzimmer des Breslauer pflanzenphysiologischen Institutes durchgeführt, das ich ganz für meine Zwecke einrichten durfte. Auch hatte ich freie Hand in Anschaffung verschiedener Apparate. In diesem Raume konnte ich, ohne Reflexe fürchten zu müssen, meine Pflanzen in der Diagonale bis auf 300 cm von der Lichtquelle aufstellen. Die Wände, Decke und Tische sind mattschwarz gestrichen; die Stellen, welche trotzdem noch Licht zurückwarfen, wurden mit schwarzem Tuch oder dunkelrotem Plüsch verhängt. Die Benutzbarkeit des Dunkelraumes während der Tagesstunden wurde dadurch erhöht, daß über der Tür nach außen ein Halbkreis aus Holz befestigt wurde, an dessen Peripherie ein doppelter schwarzer Leinenvorhang an

einer Stange verschiebbar angebracht ist. Auf diese Weise ist es möglich in den Raum zu gelangen, ohne Licht hinein zu lassen, indem man die Tür erst öffnet, wenn man den Vorhang hinter sich zugezogen hat. Um den Raum im Winter auf die nötige Temperatur zu bringen, konstruierte ich eine Art lichtdichten Gasofens, bestehend aus zwei ineinander befestigten Eisenblechzylindern, von denen der äußere schwarz emailliert ist. Beide haben oben und unten einen Kranz von Luftlöchern, die aber gegeneinander verschoben sind, sodaß kein direktes Licht herausfallen kann. Darin wurde ein sogen. Sternbrenner mit vielen kleinen Flämmchen untergebracht, der sehr wenig Licht produziert und auch bei größerer Kälte ausreicht, um den nicht großen Raum auf 18—20° zu bringen. Übrigens hat, innerhalb der in Betracht kommenden Grenzen von 17—22° C, die Temperatur keinen deutlichen Einfluß auf die heliotropische Reaktionszeit. Die Schädlichkeit der Verbrennungsgase, die Trockenheit der Luft und andere, schwer definierbare Einflüsse machen aber das Arbeiten im Winter (auch bei besserer Heizung, wie ich im Leipziger botanischen Institut erfuhr) so schwer, daß ich es vorzog, den Sommer, so gut das ging, auszunutzen. Die meisten Versuche sind daher in den Monaten Mai bis Oktober ausgeführt. Leider stand mir in dem beschriebenen Dunkelzimmer auch zur Beleuchtung nur Gas zur Verfügung. Wurden aber die Versuche nicht zu lange ausgedehnt und dazwischen gut gelüftet, so machten sich keine Störungen bemerkbar.

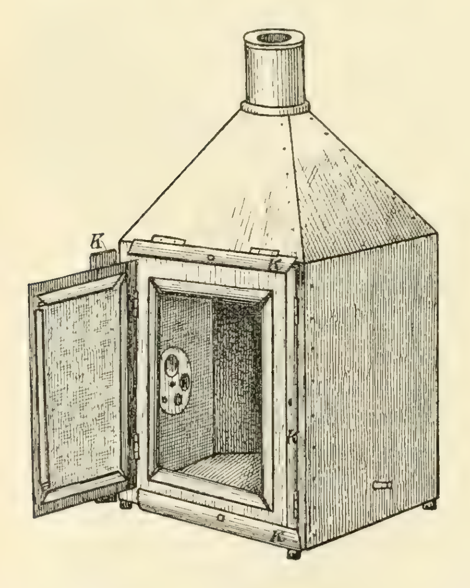


Fig. I.
Hinteransicht
mit der lichtdicht schließenden Tür.
K die mit Scharnieren versehenen vier Klappen.

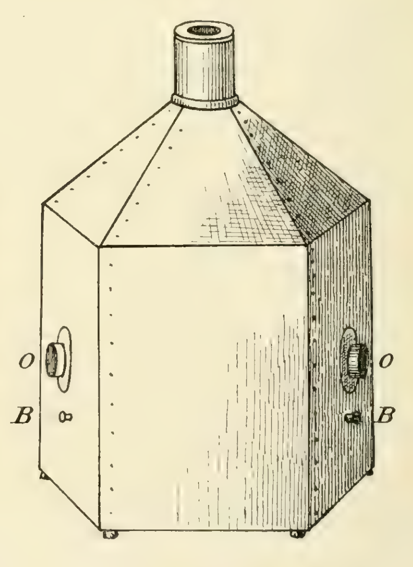


Fig. II.
Vorderansicht
mit den beiden Lichtauslaßöffnungen O.
B die zum Drehen der Blendenscheiben dienenden Knöpfe.

Ich benutzte Gasglühlicht, das sich durch seinen Reichtum an wirksamen Strahlen auszeichnet. Um einen begrenzten Strahlenkegel zu bekommen und Reflexe nach Möglichkeit auszuschließen, wurde eine aus starkem Schwarzblech konstruierte Laterne verwendet, die sich als sehr brauchbar erwies. Daher will ich sie hier kurz beschreiben. Ich ging von der Idee aus, daß es für eine vielseitige Verwendbarkeit zweckmäßig sei, nicht nur eine, sondern zwei Lichtöffnungen zu haben. Die beiden Strahlenkegel sollten so zueinander stehen, daß es möglich war, sie mit Hilfe zweier Spiegel unter möglichst kleinem Einfallswinkel einander entgegen zu reflektieren, damit man eine Pflanze von zwei entgegengesetzten Seiten beleuchten könne (Massart *16*; Nathansohn und Pringsheim *19*; Kniep *12*, 694). Auch sollte man die beiden Lichtkegel für zwei gleichzeitig zu machende Vergleichsversuche benutzen können. Auf diese Weise erlangte Resultate sind immer den nacheinander gewonnenen vorzuziehen, weil auf diese Weise alle Bedingungen, vor allem die mit dem Gasdruck wechselnde Helligkeit der Lampe am besten vergleichbar sind.

Das waren die Gründe, daß ich ein reguläres Fünfeck als Grundfläche benutzte (Fig. I u. II). Dieses dient einem fünfseitigen Prisma als Basis, das seinerseits von einer Pyramide nach oben abgeschlossen wird. An der Spitze dieser sitzt ein kurzer Schornstein, der so konstruiert ist, daß die Verbrennungsgase, aber nicht das Licht passieren können, in ähnlicher Weise wie man es bei den roten Lampen für photographische Dunkelkammern hat (Fig. III). Unten ist für lichtdichte Zufuhr von Sauerstoff gesorgt. An zwei der Prismenseiten, die nicht aneinander stoßen, sind in der Höhe des Glühstrumpfes Löcher angebracht, die den Austritt der Lichtstrahlen gestatten. Sie haben nach außen kurze Rohransätze und sind von innen durch Blendenscheiben, die sich revolverartig drehen lassen, teilweise oder ganz verschließbar. Sind beide Öffnungen geschlossen, so kann die Lampe innen hell brennen, ohne daß man, selbst mit dunkeladaptiertem Auge, den geringsten Lichtschimmer bemerkt. Deshalb wäre die Laterne auch für thermotropische Versuche zu brauchen. Stellt man innen einen Bunsenbrenner auf, so strahlen die schwarzen Flächen sehr gut. Die Ritzen der die eine Seite einnehmenden, übergreifenden Tür sind durch vier Klappen mit Scharnieren noch besonders gedichtet.

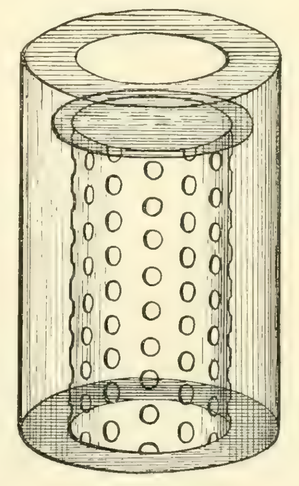


Fig. III.
Der Schornsteinaufsatz,
z. T. durchsichtig dargestellt.

Um einige Versuchsreihen, zu denen diese Hilfsmittel noch nicht ausreichten, zu Ende zu bringen und weitere hinzuzufügen, wandte ich mich an den Direktor des Breslauer physikalischen Institutes, Herrn Professor

Lummer. Er stellte mir bereitwilligst einen großen, zu verdunkelnden Raum zur Verfügung, der nebst einer daran grenzenden Dunkelkammer mit allem ausgestattet war, was ich mir nur wünschen konnte. Ich bin daher Herrn Professor Lummer zu sehr großem Danke verpflichtet, den ich auch an dieser Stelle ausdrücken möchte.

In der Diagonale dieses Raumes war für meine Zwecke eine Länge von 8 m zu brauchen. Ich konnte Nernstlampen, eine kleine Bogenlampe und eine Quarzquecksilberbogenlampe von Heräus benutzen. Meine Versuche wurden in der Hauptsache mit den ersteren gemacht, die für physiologische Zwecke besonders brauchbar sind. Wo stärkere Beleuchtung nötig war, leistete mir die Quecksilberlampe wegen ihrer unbeschränkten Brenndauer (bei Bogenlampen müssen Kohlen gewechselt werden) und ihres Reichtums an wirksamen Strahlen gute Dienste, obgleich sie meine Erwartungen insofern enttäuschte, als ihre Intensität für negative Krümmungen viel zu gering war. Da die stärkst brechbaren Strahlen stark schädigen, muß man mindestens eine Glasplatte zwischenschalten.

Als pflanzliches Material wurden Keimlinge verwendet, die von Tag zu Tag frisch kultiviert werden mußten. Die Samen kamen zum Keimen auf feuchtes Fliespapier unter eine Glocke. Ich legte eine umgekehrte Kristallisierschale auf einen Teller und auf diese eine Filterpapierscheibe, von der ein Streifen in das Wasser des Tellers hing. *Avena, Brassica, Panicum* und andere keimten so sehr gleichmäßig innerhalb von zwei bis drei Tagen. Darauf wurden sie mit der Pinzette in kleine Löcher sehr fein gesiebter Erde in Töpfchen piquiert, etwas verschüttet, gut feucht gehalten und entweder ins Dunkle gestellt oder belichtet. In zwei weiteren Tagen waren so die meisten Keimlinge zum Versuch fertig, so daß die ganze Entwickelung von der ersten Keimung an nur vier bis fünf Tage dauerte.

Die im Dunkeln zu ziehenden Pflänzchen kamen unter große Pappstürze in ein besonderes, gut ventilierbares, verdunkeltes Zimmer ohne Gasleitung. Die, welche am Licht kultiviert werden sollten, wurden an vertikaler Achse rotiert, um vorzeitige Krümmung auszuschließen. Das geschah entweder in dem Versuchsgewächshaus des Institutes, das sich auf dem Dache befindet und Oberlicht hat, oder bei künstlicher Beleuchtung. Als Rotationsapparate standen mir zwei Pfeffersche Klinostaten zur Verfügung. Wollte ich aber gleichzeitig eine größere Anzahl von Töpfchen in verschiedenen Entfernungen von der Lampe rotieren lassen, so reichten sie nicht aus. Ich benutzte dann einen kleinen Nebenapparat, der sich leicht anfertigen läßt (Fig. IV und V). Es kam darauf an, von der Klinostatenachse aus weitere Achsen mit Tellern zur Aufnahme von Töpfchen drehen zu lassen. Um ein sicheres Funktionieren zu gewährleisten, war eine geringe Reibung dieser Achsen, sowie eine starke Friktion der zu verwendenden Schnurscheiben Bedingung, damit bei der langsamen Rotation kein toter Gang einträte. Ich erreichte das in der Weise, daß ich als Schnurscheiben flache Korke mit eingefeilter Rinne benutzte, von denen der eine unter dem Teller

des Klinostaten, zwischen diesem und der Schraube, die ihn an der Achse befestigt, saß (Fig V). Der andere, mit ihm durch einen Wollenfaden als „Treibriemen" verbundene, war auf der zu drehenden Achse mit Siegellack angekittet. Als Achsen wurden Glasstäbe benutzt, die unten zugespitzt waren und sich in zwei kurzen Glasröhrchen drehten, von denen das untere rund zugeschmolzen war, so daß die Spitze des Glasstabes auf einer Glasunterlage ruhte. Die Glasröhrchen waren ihrerseits mit Siegellack in einem Holzrahmen befestigt, der sich leicht in einem Stativ einklemmen ließ. Die

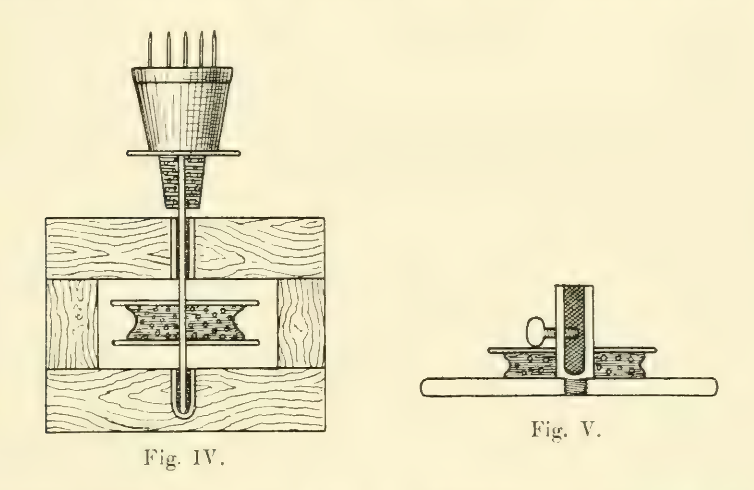


Fig. IV. Fig. V.

Glasachsen trugen oben einen Kork mit angesiegeltem Pappteller für die Blumentöpfchen. Wurden sie mit etwas Vaseline geschmiert, so drehten sie sich so leicht, daß jeder Klinostat zwei davon drehen konnte, so daß ich gleichzeitig in sechs Entfernungen von der Lampe Pflänzchen rotieren lassen konnte.

Auf diese Weise ist es möglich, von gewissen Pflanzenarten, wie *Avena, Sinapis, Brassica, Panicum,* sehr gleichmäßig wachsendes und reagierendes Material zu erzielen, da man sowohl unter den gekeimten Samen als auch später vor Verwendung der Töpfe eine Auslese der krummen oder zurückgebliebenen Exemplare vornehmen kann. Natürlich sind nicht alle gut heliotropischen Keimlinge für die verschiedenen Zwecke brauchbar, die eine Art zeichnet sich durch diese, die andere durch jene Eigenschaft aus, so daß man von Fall zu Fall prüfen und wählen muß. Im folgenden seien dazu einige Anhaltspunkte gegeben.

Von *Cruciferen* reagiert, soweit ich sie geprüft habe, *Brassica Napus* am schnellsten, etwas schlechter *Lepidium sativum* und *Sinapis alba. Brassica* hat außerdem eine sehr tiefe Unterschiedsschwelle, so daß bei zweiseitiger Beleuchtung eine scharfe Scheitelung entsteht (Nathansohn und Pringsheim *19*). Dagegen ist unter Umständen die spontane Nutation, wie bei allen verwendeten dicotylen Keimlingen, störend; erstens weil sie

zu Verwechslungen Anlaß geben kann und daher alle Keimlinge die Flankenorientierung haben müssen (Wiesner *30* I, 36), zweitens weil bei seitlicher Belichtung unter Rotation Beschattung eintritt, die Krümmungen zur Folge hat.

Von *Gramineen* ist *Avena sativa* den anderen Getreidearten durch seine kurze Reaktionszeit überlegen. Die Unterschiedsschwelle ist höher als bei *Brassica,* so daß bei zweiseitiger Beleuchtung keine Scheitelung entsteht. Dafür reagieren junge Keimlinge fast ohne individuelle Differenzen, sind physiologisch ringsgleich, haben etioliert wie ergrünt eine gut brauchbare Gestalt und sind gegen Eingriffe relativ unempfindlich (Rothert *26*, 64 und Fitting *8*, 179).

Phalaris, das von Darwin so viel benutzt wurde, konnte ich nie brauchen, weil es im Dunkeln sehr bald (wie später auch *Avena*) sein Hypocotyl entwickelt, das heliotropisch wie geotropisch ganz unempfindlich zu sein scheint, so daß die Keimlinge stark gekrümmt waren, oft fast auf der Erde lagen[1]).

Panicum miliaceum zeichnet sich bekanntlich durch die Trennung von Perzeptions- und Aktionszone aus und reagiert rasch und gleichmäßig, wenn auch nicht so rasch wie *Avena,* hinter der es auch durch seine große Zartheit zurücksteht, wie dadurch, daß es am Licht sein so schön reagierendes Hypocotyl kaum entwickelt, so daß sich nur die Spitze des Cotyledons krümmen kann.

Unter den *Papilionaceen* ist *Vicia sativa* im allgemeinen am brauchbarsten, besser als *Ervum Lens* und *Pisum sativum* sowie die anderen *Vicia*-Arten (für letztere O. Richter *25*, 11), besonders wegen der schnellen Reaktion, der niedrigen Reizschwelle und der sehr beeinflußbaren Stimmung; sie ist aber wegen langsamen Wachstums, starker Nutation und besonders wegen ihrer Empfindlichkeit gegen Verunreinigungen der Luft (Richter *25*) weniger brauchbar als die *Gramineen* und *Cruciferen.*

Ipomoea wiederum ist von den kräftigeren Keimlingen bei geradem Wuchs das empfindlichste und ein sehr gutes Objekt, das überall Verwendung finden sollte, wo die zarteren Pflanzen Schwierigkeiten bieten.

Für meine Zwecke war *Avena* am besten, und zwar vor allem wegen seiner gleichmäßigen Reaktionszeit. Da man nämlich die Stärke der heliotropischen Reizung nicht direkt messen kann, ist man auf äußerlich erkennbare Merkmale angewiesen. Die Messung des Ablenkungswinkels kam für meine Zwecke nicht in Betracht, da in der hierzu nötigen langen Belichtungszeit eine Veränderung der Stimmung durch die angewandte

---

[1]) Möglicherweise haben wir hier ein Objekt, das im Sinne von O. Richter (*25*, 1) empfindlich gegen den Einfluß der Laboratoriumsluft ist. Eigene Versuche mit *Vicia sativa* zeigten mir übrigens in Ergänzung der seinen, daß es eine Spannung des schädlichen Dampfes gibt, wo der Geotropismus stärker als der Heliotropismus geschädigt wird. Bei höherer Dampfspannung erlischt auch dieser noch vor dem Wachstum.

Lichtquelle selbst erfolgt wäre. Das war bei Verwendung der Reaktionszeit als Maß, wie man sehen wird, nicht so störend, daß es meine Schlußfolgerungen unmöglich gemacht hätte. Die Messung der Perzeptionszeit erwies sich auch als nicht so zweckmäßig, schon wegen der zur Beobachtung unvermeidlichen Belichtung und wegen der längeren Dauer der Versuche. Die Resultate bestätigten die Richtigkeit meiner Wahl.

Im Dunkeln und am Licht gewachsene Keimlinge.

Seit langem ist bekannt, daß es positiv und negativ heliotropische Pflanzen gibt, das heißt solche, die sich nach der Lichtquelle hin, und solche, die sich von ihr fortbewegen. Später wurde gefunden, daß ein und dieselben Pflanzen sich je nach der Lichtintensität verschieden verhalten können, indem starkes Licht negativen, schwächeres positiven Heliotropismus hervorruft (N. J. C. Müller *17* und Oltmanns *20*).

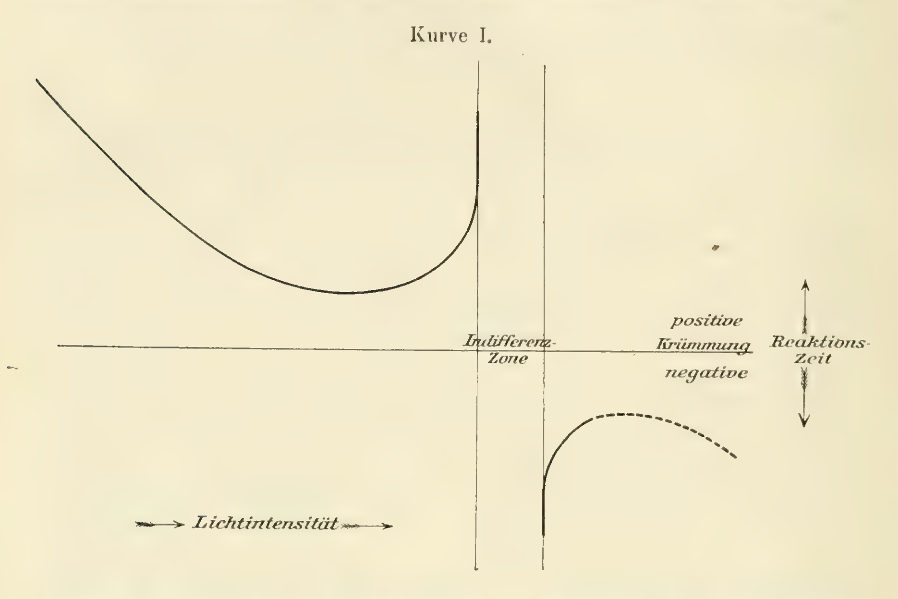
Beginnt man die Prüfung mit ganz schwachem Licht, so findet keine Krümmung statt bis die Intensität soweit gesteigert ist, daß die Reizschwelle überschritten wird. Von da an nimmt die Stärke der Reaktion zunächst stetig zu, die Reaktionszeit ab, bis zum sogenannten Optimum des Heliotropismus. Auf diesem bleiben beide bei weiterer Steigerung der Lichtintensität eine Zeitlang konstant, um sich bei weiterer Steigerung im umgekehrten Sinne zu verändern, so daß schließlich ein Zustand erreicht wird, wo die Reaktion so lange ausbleibt, daß es den Anschein hat, als wäre die Pflanze indifferent gegen Licht. Bei noch intensiverer Beleuchtung setzt die negative Krümmung erst schwach, dann stärker ein. Das ist die bis jetzt erreichte Grenze[1]. Kurve I.

Was die Lage der Kurvenwendepunkte betrifft, so ist zu sagen, daß kürzeste positive Reaktionszeit für empfindliche heliotropische Keimlinge, wie *Avena, Brassica, Panicum,* etwa in 500 cm Entfernung von einer Nernstlampe erreicht ist, daß bei etwa 200 cm die Reaktionszeit wieder zunimmt und daß die Umkehr zur negativen Krümmung nur mit einer

[1]) Jost (*11*, 572) vervollständigt diese so zustande gekommene Kurve der Reaktion bei verschiedener Lichtintensität willkürlich, indem er annimmt, daß mit noch steigender Lichtintensität auch die negative Krümmung ein Maximum erreicht, um jenseits wieder abzusinken. Praktisch dürfte die Anwendung so hoher Lichtintensität bei Keimlingen ohne Schädigung nicht möglich sein. Auch die bei niedrigerer Intensität schon negativ reagierenden phototaktischen Organismen werden für diese Frage kaum brauchbar sein, weil sie gegen starkes Licht noch empfindlicher sind. Immerhin wäre es denkbar, daß man Material fände, mit dem derartige Versuche gelängen. Rein theoretisch, wie Jost das will, kann man darüber kaum etwas aussagen; besonders da die Maximumkurve für die positiven Reaktionen nicht so einfach zustande kommt (wie ich zeigen werde), daß man daraus den Schluß ziehen könnte, die negativen Reaktionen bildeten ebenfalls eine solche. Im Gegenteil, das ist sehr unwahrscheinlich!

starken Bogenlampe zu erreichen ist. Genauere Maße anzugeben ist leider nicht möglich, da wir keine Methode haben, die heliotropische Wirksamkeit einer Lichtquelle in einer bestimmten Einheit auszudrücken[1]. Auch die obigen Angaben haben nur eine beschränkte Gültigkeit, da die Kardinal-

Kurve I.



punkte für verschiedene Pflanzenarten — abgesehen von individuellen Schwankungen — bei verschiedenen Helligkeiten liegen. Wir werden sehen, daß ihre Lage aber auch bei derselben Spezies durch äußere Einflüsse, und zwar vor allem durch Beleuchtung, gesetzmäßig verschiebbar ist. Den inneren Zustand, der die Lage der Kardinalpunkte bei einer Pflanzenart bestimmt, nennt man die heliotropische Stimmung. Die Veränderung dieser inneren Disposition zeigt sich also in einer Verschiebung des Helligkeitsgrades, bei dem die Reizschwelle, das Optimum, die Indifferenzzone, die negative Reizschwelle liegen. Diese aber sind, wie gesagt, nur die Wendepunkte derjenigen Kurve, die die Intensität und Richtung der Reaktion bei verschiedenen Helligkeiten darstellt. Diese Kurve bekommt man am einfachsten, wenn man als Abszissen die Entfernungen von einer Lichtquelle, als Ordinaten die Reaktionszeiten oder, da diese an zwei Punkten ∞ werden, deren reziproke Werte einträgt. Man sieht dann leicht ein, daß mit einer Veränderung der Stimmung nicht nur die Reizschwelle, sondern die ganze Kurve verschoben werden muß, und mit dieser auch die Reaktionszeiten bei irgend welchen bestimmten Lichtintensitäten. Denkt man sich zwei so gegeneinandre verschobene Kurven in dasselbe Koordinatensystem eingetragen,

[1]) Bekanntlich kann man weder photometrisch, noch aktinometrisch, noch bolometrisch die Stärke der Strahlen messen, die die heliotropische Reaktion bewirken.

so wird sich ein absteigender Ast der einen mit einem aufsteigenden der anderen schneiden, so daß an einer Stelle die eine, an der anderen die andere höherliegende Punkte berührt. Ins Tatsächliche übersetzt bedeutet das, daß bei einer niedrigeren Lichtintensität die niedrig gestimmten, bei einer hohen aber die hochgestimmten schneller reagieren werden. Also kann die Reaktionszeit bei einer gewissen Helligkeit, mit Vorsicht angewendet, als Indizium der Stimmung gelten.

Es ist klar, daß die erste technische Vorbedingung für derartige Versuche ein möglichst gleichmäßig reagierendes Material, die zweite eine möglichst große Verschiebung der Kurven durch Veränderung der Stimmung ist. Außerdem war es nötig, eine bestimmte Stimmung als Ausgangspunkt zu benutzen. Dazu eignen sich am besten Keimlinge, die überhaupt nie am Licht gewesen sind, denn diese lassen sich an „Empfindlichkeit", d. h. an niedriger Lage der Reizschwelle und damit der ganzen Reaktionskurve nicht übertreffen. Durch Beleuchtung wird ihre Stimmung nach Wunsch erhöht.

Um die für feinere Untersuchungen geeignetste Pflanzenart herauszufinden, wurden für die ersten Versuche eine große Anzahl von Pflanzenkeimlingen, die als heliotropisch empfindlich bekannt sind, verwendet: Von Cruciferen *Sinapis alba, Brassica Napus* und *Lepidium sativum,* von Papilionaceen *Ervum Lens* und *Vicia sativa,* von Gramineen *Panicum miliaceum, Avena sativa, Phalaris canariensis* und *Secale cereale*, ferner *Ipomoea purpurea* und *Helianthus annuus.*

Diese Versuche wurden in der Weise angestellt, daß in den Lichtkegel der Laterne paarweise in verschiedenen Entfernungen je ein am Licht und ein im Dunkeln kultivierter Topf mit Keimlingen kam. Alle verwendeten Pflanzenarten zeigten, wenn auch nicht gleich deutlich, dieselbe Erscheinung. Bei geringer Lichtintensität reagierten, wie zu erwarten, die etiolierten Keimlinge schneller als die am Licht gewachsenen, in der Nähe der Lampe war das Verhältnis umgekehrt. Das entspricht dem oben über die Verschiebung der Kurven gesagten.

Sehen wir ein Beispiel genauer an. In Tabelle I sind für *Brassica Napus* die Beginne und das Fortschreiten der Reaktion in verschiedener Helligkeit, einerseits für am Licht, andrerseits für im Dunkeln gewachsene Pflanzen eingetragen. Der Beginn der Reaktion wird außerdem durch die ausgezogenen Linien markiert. Besonders wenn man diese beachtet, ergibt sich ohne weiteres das Resultat, daß die am Licht gewachsenen Keimlinge zuerst in der Nähe der Lampe zu reagieren beginnen und die Reaktion nach hinten fortschreitet, daß dagegen bei den aus dem Dunkeln kommenden die Krümmung etwas später in der Ferne einsetzt und nach vorn vorschreitet. Bei mittlerer Helligkeit findet die Reaktion bei beiden Arten von Keimlingen etwa gleich schnell statt.

Das entspricht vollkommen dem oben über die Kreuzung der gegeneinander verschobenen Kurven gesagten, ja die ausgezogenen Linien, die

Tabelle I.

Brassica Napus.

A am Licht } gewachsen.
B im Dunkeln }

∾ keine Reaktion
+? erster Beginn
+ deutliche Reaktion
++ stärkere "
+++ starke "

Zeit in Minuten		Entfernung von der Lampe in Zentimetern					
Beginn 3^{05}		20	40	70	140	180	220
35	A	3+1∾	∾	∾	∾	∾	∾
	B	∾	∾	∾	∾	∾	∾
45	A	3++1∾	3+?1∾	1+2∾	∾	∾	∾
	B	∾	∾	∾	∾	∾	3+?1∾
55	A	3++1+	3++1+	2+1∾	∾	∾	∾
	B	∾	∾	∾	2+1∾	3+1∾	3++1∾
70	A	4++	4++	3++	∾	∾	∾
	B	2+?2∾	∾	2+	2++1+?	2++2+	3++1+?
85	A	4+++	4++	3++	∾	∾	∾
	B	3+1∾	∾	3++	2+++1+	4++	3++1+
100	A	4+++	4+++	3+++	3+?1∾	∾	∾
	B	4+	1+?3∾	3+++	3+++	4+++	4+++
115	A	4+++	4+++	3+++	3+1∾	∾	∾
	B	4+	2+2∾	3+++	3+++	4+++	4+++
145	A	4+++	4+++	3+++	4+	∾	∾
	B	4+	2++2+	3+++	3+++	4+++	4+++

Die Linien — — — und ┈┈┈┈┈ bedeuten den Beginn der Reaktion.

die Reaktionsbeginne begleiten, deuten den Verlauf der Kurven in der Nähe des Schnittpunktes ohne weiteres an. Da, wo sich der ab- und der aufsteigende Ast schneiden, findet die Reaktion gleichzeitig statt, bei größerer Helligkeit reagieren die am Licht gewachsenen, bei geringer die aus dem Dunkeln kommenden schneller.

Aber noch ein anderes, nicht ohne weiteres vorauszusagendes Resultat ergibt sich im Zusammenhang mit dem erwähnten: Da, wo die Reaktionszeit für die niedrig gestimmten Pflanzen schon wieder zuzunehmen beginnt, ist sie für die hochgestimmten noch im Abnehmen begriffen, und zwar bis zu viel größeren Lichtintensitäten. So sind für die letzteren die kürzesten Reaktionszeiten zu konstatieren, wie das auch aus den ausgezogenen Linien in den Tabellen hervorgeht. Für die Konstruktion der Kurven ergibt sich daraus, daß die nach größerer Helligkeit verschobene auch einen höheren Gipfel hat.

Also werden, entgegen einer weit verbreiteten Ansicht, die absolut geringsten Reaktionszeiten bei solchen Pflanzen gefunden, die am Lichte gewachsen sind, und sie nehmen bis zu viel höherer Intensität ab als man bisher geglaubt hat, vorausgesetzt, daß die Stimmung der verwendeten

Tabelle II.

Sinapis alba.

Zeit in Minuten		Entfernung von der Lampe in Zentimetern					
Beginn 10^{35}		20	40	70	140	180	340
40	A	3+? 1∞	∞	∞	∞	∞	∞
	B	∞	∞	∞	∞	∞	∞
45	A	3+1∞	2+2∞	∞	∞	∞	∞
	B	∞	∞	∞	1+? 3∞	2+? 2∞	∞
60	A	4+	3+1∞	1+3∞	1+? 3∞	∞	∞
	B	∞	1+? 3∞	2+3∞	2+2∞	3+1∞	4+
75	A	4++	3++1+	1+3+?	1+3∞	∞	∞
	B	1+? 3∞	3+1∞	3+2+?	2+2∞	3++ 1+?	3++1+
90	A	4++	3++1+	3+1+?	2+2+?	∞	∞
	B	4+	3++ 1+?	3++2+	2++ 2+?	3++1+	3++1+
115	A	4++	4++	4+	4+	4+	∞
	B	4++	3++1+	5++	3++1+	4++	4+++
145	A	4+++	4++	4+	4+	4+	∞
	B	4++	3++1+	5++	3++1+	4++	4+++

Keimlinge hoch genug ist. Diejenige Lichtintensität, bei der etiolierte Keimlinge am schnellsten reagieren, bezeichnete Wiesner (*30*, 38) als Optimum. Wir sehen, daß da nur ein relatives Maximum vorliegt. Die Reaktionszeit bei dieser „optimalen" Intensität ist nach Wiesner für *Vicia sativa* (*30*, 37) 60—70 Minuten, nach Czapek (*2*, 9) für *Avena sativa* ebenfalls 60—70, nach eigenen Versuchen 45—50 Minuten. Ich fand für erstere 20—25, für letztere 25—30 Minuten, wenn ich am Licht gewachsene Keimlinge in 30 cm Entfernung vom Auerstrumpf aufstellte. Für die Verwendung der Reaktionszeiten als Maß der Reizstärke ergibt sich daraus, daß ihre Längen bei am Lichte gewachsenen Pflanzen in weiteren Grenzen variieren, als bei etiolierten. Denn bei solchen Versuchen kommt es hauptsächlich auf die Intensitäten an, wo für etiolierte Pflanzen die Reaktionszeit schon wieder zunimmt, sodaß man aus ihrer Länge nicht schließen kann, auf welcher Seite vom Gipfel der Kurve man sich befindet. Außerdem zieht sich dieser Gipfel ziemlich lang hin, sodaß die Reaktionszeit bei verschiedenen Helligkeiten nahezu konstant wird. Das fällt fort, sobald man höher gestimmte Pflanzen nimmt, die also für viele Zwecke vorzuziehen sein dürften. Allerdings müssen sie durch Rotation vor einer konstanten Lichtquelle vorbereitet werden.

Einfluß kurzer Vorbeleuchtung.

Um den Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung genauer zu präzisieren, mußte ich erstens die Dauer, zweitens die Stärke der Einwirkung des Lichtes variieren. Vor allem liegt die Frage nahe, ob der konstatierte Unterschied zwischen im Hellen und im Dunkeln gewachsenen Pflanzen ein qualitativer ist, oder ob beide Gruppen durch Übergänge verbunden sind. Bis dahin hatte ich mit Pflanzen gearbeitet, auf die das Tageslicht während der ganzen Dauer ihrer oberirdischen Entwickelung eingewirkt hatte, und die daher in ihrem ganzen Aussehen wesentlich von den etiolierten verschieden waren. Jetzt wurde der Versuch gemacht, alle Keimlinge im Dunkeln zu ziehen, und dann die eine Hälfte vor ihrer Verwendung kürzer oder länger zu belichten, während die andere bis zum Beginn des Versuches im Dunkeln blieb. Zunächst wurden einige Versuche mit Sonnenlicht als umstimmendem Faktor angestellt. Es fand sich, daß z. B. eine Vorbelichtung von einer Stunde, nach der die so behandelten Pflanzen sich äußerlich in nichts von den im Dunkeln gebliebenen unterschieden, genügte, um im heliotropischen Verhalten Differenzen hervorzurufen, die denen der ganz am Licht erzogenen Pflanzen gleichkamen. Nun ging ich mit der Beleuchtungszeit herunter bis auf 10 Minuten und fand, daß auch das schon genügte, um die Reaktionszeit in der Nähe der Auerlampe zu verkürzen. Aus diesem Befunde geht hervor, daß die Stimmung der lichtempfindlichen Pflanze mit bedeutend größerer Schnelligkeit den Veränderungen der Beleuchtung folgt als man früher glaubte.

Um genauere Resultate zu bekommen, mußte ich nicht nur die Dauer, sondern auch die Stärke der Vorbelichtung in der Hand haben. Deshalb benutzte ich auch hierfür die Lichtquellen, die die Reaktion hervorriefen, indem ich die Pflanzen vor ihnen in der oben beschriebenen Weise (p. 271) rotieren ließ. Es fragte sich aber, welche Lichtintensität man wählen sollte. Nun ist sicher der einfachste Fall der, daß die durch die Vorbelichtung erreichte Stimmung auch während der Perzeption erhalten bleibt, denn, wie Pfeffer (*23*, 627) mit Recht betont, findet eine „Abschwächung der Sensibilität" schon durch den tropistischen Reiz selbst statt — falls nämlich im Dunkeln gewachsene Pflanzen genommen werden. Nimmt man aber Keimlinge, die vor der Reaktion in der betreffenden Lichtintensität rotiert worden sind, so kann keine Umstimmung mehr erfolgen.[1])

Es wurde also dieselbe Lichtintensität zur Vorbelichtung wie zur Reaktion verwendet, und zwar interessierte mich zunächst das Verhalten bei solchem

[1]) Pfeffer (*23*, 627) nimmt allerdings eine verschiedene Wirkung der diffusen und der tropistischen Inanspruchnahme auf die Stimmung an. Was man unter diffuser Einwirkung zu verstehen hat, ersieht man aus der Anmerkung, es ist allseitig ganz gleiche Wirkung des Tropistikums. Diese ist beim Licht nicht zu erreichen. Sucht man sie durch Rotation zu ersetzen, so findet man denselben Einfluß auf die Stimmung wie bei einseitiger Inanspruchnahme.

Licht. das eine, gegenüber der optimalen, verlängerten Reaktionszeit bewirkte, also das auf dem absteigenden Ast der Kurve für etiolierte Pflanzen liegende.

Die Versuche wurden so angestellt, daß immer ein Topf mit *Avena*-Keimlingen in der Nähe der Auerlampe, wo die Reaktionszeit 60 Minuten (gegenüber 45 Minuten in größerer Entfernung) betrug, 15, 10, 5 Minuten rotiert wurde, darauf ein zweiter aus dem Dunkeln daneben gestellt und der Klinostat angehalten wurde. Fünf Minuten war das kürzeste Zeitmaß, mit dem ich operierte, auch die Prüfung der Reaktionen fand nie häufiger als alle 5 Minuten statt. Schon so kurze Vorbelichtung hatte einen merklichen Effekt, und zwar wurde die Reaktionszeit unter diesen Umständen um genau so viel verkürzt, wie die Dauer der Vorbelichtung betragen hatte. Wurde also 15 Minuten vorbelichtet, so reagierten die Keimlinge in 45 Minuten, während die Vergleichspflanzen 60 Minuten brauchten, wurde 10 Minuten vorbelichtet, so betrug die Reaktionszeit 50 Minuten u. s. f.

Ich stellte darauf die Versuche so an, daß beide Töpfe gleichzeitig exponiert wurden, und der eine die erste Zeit rotierte, während der andere ruhig stand. Dabei suchte ich die obere Grenze der Vorbelichtungszeit festzustellen, die noch reaktionsverkürzend wirkt. Es fand sich, daß beide Töpfe gleichzeitig reagierten, wenn ich nicht länger als 25—30 Minuten rotieren ließ. Die eigentliche Reaktionszeit wurde so von 60 auf 35—30 Minuten verkürzt.

Nachdem ich vorher gefunden hatte, daß die Reaktionszeit durch Erhöhung der Stimmung herabgesetzt werden kann, ließen diese Resultate nur eine Deutung zu, daß nämlich der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit bei starkem Licht nur der Erhöhung der Stimmung dient, und daß während dieser Zeit die Richtung der Beleuchtung ohne Bedeutung ist. Die Verzögerung der Reaktion niedriggestimmter Pflanzen bei hellem Licht rührt also daher, daß eine gewisse Zeit gebraucht wird, um die Stimmung auf eine Höhe zu bringen, wo tropistische Reizung stattfindet. Bis dahin sind die Pflanzen indifferent gegen die Lichtrichtung, wie in der eigentlichen Indifferenzzone, die den Übergang vom positiven zum negativen Heliotropismus vermittelt. Die Indifferenz gegen so starkes Licht muß sich also nur durch ihre Dauer von jener unterscheiden, die den ersten Teil der scheinbaren Reaktionszeit bei supraoptimaler Beleuchtung (im Sinne Wiesners) einnimmt.

Die Indifferenz gegen die Richtung der Beleuchtung während des ersten Teiles der verlängerten Reaktionszeit wurde noch auf eine andere Weise geprüft. Die Vorbelichtung wurde nämlich in entgegengesetzter Richtung als die Reaktion bewirkt, und zwar so, daß ruhig vor der Lampe stehende Keimlinge mit solchen verglichen wurden, die nach einer gewissen Zeit (im Maximum 25 Minuten) um 180° gedreht wurden. Auch diese Umkehrung wirkte nicht verzögernd auf die Reaktion ein. Es ergab sich also das scheinbar so merkwürdige Resultat, daß eine Beleuchtung von der Hinterseite eine Verkürzung der Reaktionszeit bewirkte.

Wir können demnach die verlängerte (scheinbare) Reaktionszeit in folgende Phasen auflösen: Ein Keimling mit niedriger Stimmung wird hell beleuchtet. Es findet keine tropistische Reizung statt, die Pflanze ist heliotropisch indifferent. Aber das Licht ist nicht ohne Wirkung, die Stimmung steigt. Dadurch fällt die gleichbleibende Beleuchtung schließlich in den Helligkeitsbereich, der positive Krümmung auslöst.

Ähnlich verhält sich die Sache mit der verlängerten Reaktionszeit am Licht gewachsener Pflanzen bei niedriger Lichtintensität. Da ihre Stimmung und somit die Schwelle hoch ist, wird sie vom Reiz zunächst nicht erreicht. Aber die Stimmung sinkt, und damit auch der Schwellenwert, sodaß schließlich Reizung und Krümmung, wenn auch beträchtlich verzögert, stattfinden. Auf diese Weise kommt es zu Stande, daß hoch gestimmte Pflanzen bei niedriger Intensität langsamer reagieren als niedrig gestimmte, daß also am Licht gewachsene Keimlinge „unempfindlicher" gegen schwaches Licht sind. Daß sie überhaupt schließlich reagieren, hat seine Ursache darin, daß die Stimmung nicht auf der Höhe bleibt, die sie einmal erreicht hat, falls die Pflanze ins Dunkle oder in schwächere Beleuchtung kommt; sondern sich nach unten ebenso wie nach oben entsprechend den Bedingungen verändert. Doch bleibt immer eine Nachwirkung früherer Beleuchtung bestehen, die sich darin zeigt, daß von einer einmal beleuchteten Pflanze eine gewisse Stimmungshöhe schneller erreicht wird, auch wenn sie dazwischen im Dunkeln war. Darauf weist auch schon Oltmanns hin (*21*, 12). Meine Versuche hierüber berechtigen noch nicht zu exakteren Schlüssen, da mit der Komplikation die Schwierigkeit steigt.

Reaktionszeit akkomodierter Pflanzen.

Ich setzte oben auseinander, daß es zur Erlangung möglichst einfacher Verhältnisse zweckmäßig sei, dieselbe Lichtintensität zur Vorbelichtung wie zur Reaktion zu verwenden. Dabei ergab sich, daß bei einer Differenz zwischen Stimmungshöhe und Beleuchtungsstärke erst nach einer gewissen Umstimmungszeit die tropistische Perzeption oder heliotropische Polarisation (Fitting *8*, 240) einsetzt. Nun ist aber vorauszusehen, daß zu dieser Zeit die Stimmung noch nicht die der Beleuchtung entsprechende Höhe erreicht haben wird. Um Konstanz der Stimmungshöhe zu bekommen, wird eine längere Belichtung nötig sein, da die Perzeption schon einsetzen wird, wenn die Pflanze das Gebiet der Indifferenz überwunden hat.

Beleuchten wir nun unsere Keimlinge unter Rotation längere Zeit mit derselben Lichtintensität, bis wir uns überzeugt haben, daß keine Veränderung der Stimmung mehr eintritt, daß sie also der Helligkeit entsprechend eingestellt ist, so bekommen wir eine Reaktionszeit, die vor den anderen das voraus hat, daß während der Perzeption keine Umstimmung stattfindet. Ich nenne sie die „normale Reaktionszeit".

Sie ist nicht zu verwechseln mit der eigentlichen Reaktionszeit niedrig gestimmter Pflanzen bei hellem Licht, die wir erhalten, wenn wir von der

(scheinbaren) verlängerten Reaktionszeit den Teil abziehen, der zur Erhöhung der Stimmung nötig ist. Letzterer ist ebenfalls verschieden von der „Akkomodationszeit“, die verstreicht, ehe Konstanz der Stimmung eintritt. Normale Reaktionszeit und Akkomodationszeit können nur durch weitere Experimente gefunden werden. Vorauszusehen ist nur soviel, daß normale Reaktionszeit und eigentliche Reaktionszeit eine gewisse Proportionalität haben werden und daß erstere kürzer sein wird. Von der Akkomodations- und Umstimmungszeit wird ähnliches gelten, erstere wird länger sein, und man kann vorhersagen, daß beide mit zunehmender Stimmungsdifferenz wachsen werden.

Stellt man dementsprechende Versuche an, so zeigt sich, daß die normale Reaktionszeit bei starkem Licht nur wenig kürzer ist als die eigentliche Reaktionszeit aus dem Dunkeln kommender Pflanzen. In einem Falle war die scheinbare Reaktionszeit 60 Minuten, von denen man die ersten 25 bis 30 Minuten rotieren lassen konnte, ohne Verspätung der Krümmung hervorzurufen, so daß also die eigentliche Reaktionszeit 30—35 Minuten betrug. Die normale Reaktionszeit war 25—30 Minuten. Der Stimmungsbereich, innerhalb dessen Perzeption stattfindet, ist also sehr eng, denn diese setzte erst etwa fünf Minuten vor Erreichung der vollen Stimmungshöhe ein.

Da, wie oben gezeigt wurde, niedrig gestimmte Pflanzen bei niedriger Lichtintensität, und hochgestimmte bei hoher am schnellsten reagieren, so liegt der Schluß nahe, daß jede Pflanze bei der Lichtintensität am schnellsten reagiert, auf die sie gestimmt ist. Schon aus den bisher mitgeteilten Versuchen sind Argumente hierfür zu entnehmen. In 30 cm von der Auerlampe reagierten *Avena*-Keimlinge, die am Sonnenlicht gewachsen, also hochgestimmt waren, nach 35 Minuten, solche, die im Dunkeln gewachsen waren, nach 45 Minuten und solche, die an Ort und Stelle rotiert worden waren, nach 25—30 Minuten, also am schnellsten. Um meine Annahme aber zur Gewißheit zu machen, mußten noch zahlreiche Versuche mit kleineren Intensitätsintervallen gemacht werden. Sehr klein konnten sie der individuellen Differenzen wegen nicht werden. Soweit das aber bei physiologischen Fragen erwartet werden kann, fielen die Versuche bestätigend aus. Sie wurden so angestellt, daß ich Töpfe in drei Entfernungen von der Lampe rotieren ließ, dann alle in der mittleren aufstellte und die Reaktionszeit beobachtete. Es fand sich, daß die aus größerer sowohl wie die aus geringerer Entfernung langsamer reagierten als die, welche an Ort und Stelle geblieben waren. Daraus ergibt sich mit Sicherheit der Satz: Die normale Reaktionszeit ist die kürzeste, die bei der betreffenden Lichtintensität überhaupt möglich ist[1]).

Dadurch gewinnt die normale Reaktionszeit eine neue Bedeutung. Sie entspricht am klarsten der Reizstärke des betreffenden Lichtes, weil sie

[1]) Ich will natürlich nicht behaupten, daß Licht, welches von der Stimmungshöhe nach unten oder oben ein wenig abweicht, nicht dieselbe Reaktionszeit bewirken könnte: nur eine kürzere ließ sich niemals nachweisen.

erstens der Reaktion ohne Stimmungsänderung entspricht, zweitens die kürzeste von allen ist und drittens nur gerade bei einer Lichtintensität (oder einem kleinen Intervall) zu finden ist. Denn die normalen Reaktionszeiten bilden eine Kurve ohne Wendepunkt im Gegensatz zu denen etiolierter Pflanzen, wo jede zwei verschiedenen Helligkeiten entspricht, einer hohen und einer niedrigen. Nach dem, was oben (p. 276) über den Unterschied des Verhaltens im Dunkeln und am Licht gezogener Pflanzen gesagt wurde, muß ja die normale Reaktionszeit ebenso wie die gleichmäßig hochgestimmter Pflanzen bis zu viel höherer Helligkeit abnehmen als dem sogenannten Optimum für im Dunkeln gezogenene Pflanzen entspricht, und zwar bis an die durch das Wesen der Reaktion gezogene Grenze.

Daher war es von Interesse, die normalen Reaktionszeiten für verschiedene Lichtintensitäten festzustellen und die so entstandene Kurve mit der für etiolierte Pflanzen zu vergleichen. Das dürfte schon deshalb einen gewissen Wert haben, weil es sich vielleicht manchmal als zweckmäßig erweisen wird, zur Vermeidung der Störungen, die sich bei physiologischen Arbeiten aus der Umstimmung ergeben, solche Pflanzen zu verwenden, die unter Rotation an die betreffende Lichtintensität „gewöhnt“ worden sind.

Ich habe vor einer Nernstlampe die normalen Reaktionszeiten in verschiedenen Entfernungen gemessen. Um sicher zu sein, daß die benutzten *Avena*-Keimlinge wirklich die entsprechende Stimmungshöhe erreicht hatten, wurden sie mindestens zwei Stunden an der betreffenden Stelle rotiert. Stets wurden sechs Töpfe auf einmal exponiert und zu dem Zweck die im methodischen Teil beschriebene Anordnung (p. 271) benutzt. Schließlich wurden die Klinostaten zum Zweck der Reaktion angehalten und neben jeden Topf ein frischer aus dem Dunkeln gestellt, um die Reaktionszeit etiolierter Keimlinge mit der der akkomodierten zu vergleichen. Aus einer größeren Zahl von Versuchen erhielt ich Durchschnittswerte, die mit einigen Abrundungen die Kurve II ergaben. Die gefundenen Reaktionszeiten enthält Tabelle III.

Tabelle III (zu Kurve II).

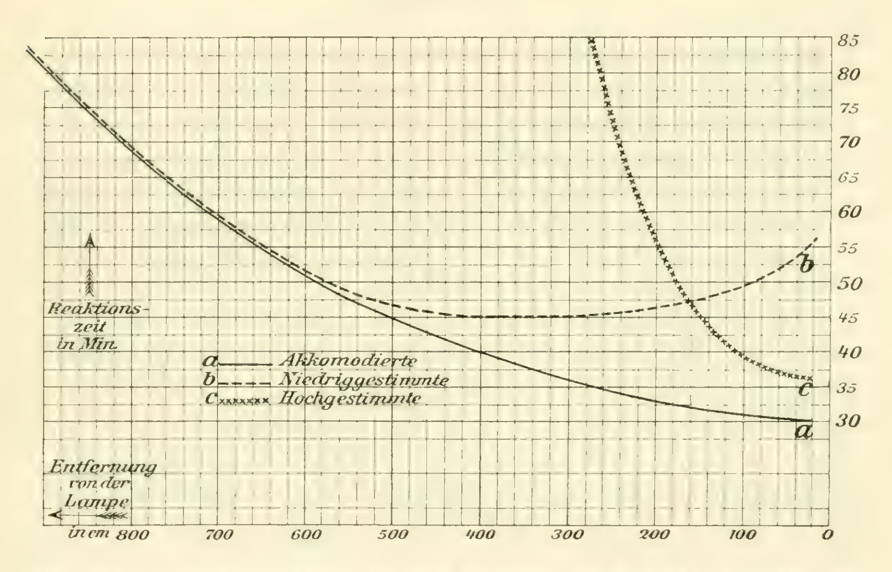
Avena.

Entfernung v. d. Lampe cm	Reaktionszeiten im Dunkeln gewachsener Minuten	Durchschnitt	Reaktionszeiten am Orte vorbelichteter Minuten	Durchschnitt
30	55, 60, 55, 55—60	57	30. 30, 25	28
60	60, 40—45, 50. 50	52	30, 35—40, 25	30
90	50, 40—45, 50, 55	50	30, 35, 30, 30—35	32
120	45, 40, 50, 45, 50	46	30—35, 35, 30, 30—35	32
150	50, 50, 45, 45, 50	46	40, 35, 25, 30	32
200	55, 50, 40—45, 40	48	35, 35, 45, 30	36
300	45, 50, 45, 45, 40—45, 40	45	40, 40. 35, 30	36
400	45, 45—50, 40, 45, 55	46	50, 35. 40, 40	41
500	50, 45—50, 45, 45	48	45—50, 40—45, 40, 50, 45	45
600	50—55, 45, 55, 50	51	55, 45—50, 50	50
700	50—55, 60, 65, 55	59	60, 55—60, 65, 60	60
800	60, 80, 70, 65—70	69	70, 70, 80, 60	70

Man sieht, daß die normalen Reaktionszeiten mit wachsender Helligkeit stetig abnehmen, erst stärker, dann weniger, um schließlich konstant zu werden.[1] Nach der anderen Richtung, wo die Reaktionszeiten bei sinkender Lichtintensität in höherem Maße zunehmen, ist die Grenze weiter entfernt. Sie wird durch die Reizschwelle bezeichnet, die ja nicht tiefer gehen kann, als sie bei Pflanzen ist, die im Dunkeln kultiviert wurden. Wäre der Dunkelraum, der mir zur Verfügung stand, noch länger als 8 m gewesen, so hätte ich sicher auch noch längere Reaktionszeiten als solche von 65—70 Minuten bekommen.

Damit ist nun die Kurve der nicht vorbelichteten Pflanzen zu vergleichen, die aus dem Dunkeln unmittelbar vor die Lampe kamen. Wir sehen an ihr nichts neues. Die Reaktionszeiten sind in einer gewissen mittleren Helligkeit am kürzesten und nehmen von da sowohl bei Verstärkung als auch bei Abschwächung des Lichtes zu. Von 200—500 cm Entfernung

Kurve II.



von der Nernstlampe waren sie am kürzesten und nahezu konstant, ein Umstand, der alle früheren Versuche, die Reaktionszeit als Maß der Reizstärke zu benutzen, so unsicher machte. Er rührt daher, daß zwischen 200 und 500 cm die Reaktionszeit etwa ebenso stark ab-, wie die Umstimmungszeit zunimmt. Von da überwiegt nach der einen Seite das Anwachsen der einen, nach der anderen das der anderen.

---

[1]) Hätte ich die Helligkeit weiter gesteigert, was bei der Nernstlampe nicht möglich war, so wäre die Reaktionszeit konstant auf derselben Höhe geblieben, die die tiefste Stelle der Kurve darstellt, da auch bei intensivstem Licht keine Abnahme mehr zu konstatieren war.

Wir können ohne großen Fehler den Abstand zwischen beiden Kurven als Umstimmungszeit ansehen, jedenfalls wird eine enge Proportionalität zwischen beiden bestehen. Dann sehen wir, daß die Umstimmungszeit mit wachsender Differenz zwischen der vorhandenen und der zu erreichenden Stimmung stark zunimmt. Mit sinkender Lichtintensität nimmt der Abstand zwischen beiden Kurven ab, so daß sie schließlich zusammenfallen. Das bedeutet, daß hier keine Umstimmung vor Beginn der Reaktion nötig ist, so daß also die betreffende Lichtintensität von vornherein in den tropistischen Stimmungsbezirk fällt. Der Punkt, wo beide Kurven sich vereinigen, stimmt etwa mit dem überein, wo die Reaktionszeit für etiolierte Keimlinge aufhört zu sinken, da an dieser Stelle die eben merklich werdende Umstimmungszeit anfängt auf den Verlauf der Kurve zu wirken.

Nun war noch das Verhalten hochgestimmter Pflanzen bei geringer Lichtintensität zu verfolgen. Wie ich schon bei den ersten Versuchen fand, reagieren sie langsamer als solche, die im Dunkeln kultiviert worden sind, und zwar wird die Differenz mit sinkender Lichtintensität immer größer, bis schließlich die am Licht gewachsenen um Stunden hinter den etiolierten zurückbleiben (Tabelle I und II).

Um einen etwas schärferen Ausdruck für das Verhalten hochgestimmter Pflanzen bei niedriger Lichtintensität zu bekommen, wurde vor der Nernstlampe ein Stück Kurve für die Reaktionszeiten am Sonnenlicht gewachsener *Avena*-Keimlinge bestimmt und als IIc auf Seite 283 eingetragen. Allerdings ist es aus verschiedenen Gründen, hauptsächlich aber wegen der größeren individuellen Schwankungen, weniger zuverläßig als die beiden anderen. Immerhin sieht man, daß zwar bei der größten Helligkeit in der Nähe der Lichtquelle, die der Höhe der Stimmung am nächsten kam, die Reaktionszeit nur wenig größer ist als die normale. Aber mit abnehmender Lichtintensität wachsen die Reaktionszeiten mehr und mehr, so daß die Kurve sehr steil wird.

Wie aus einigen Versuchen mit Vorbelichtung durch künstliches Licht hervorging, zeigen sich so starke Differenzen nur bei Keimlingen, deren Stimmung so hoch ist, daß es sehr lange dauert, bis sie so weit gesunken ist, daß die schwachen Reize die Schwelle erreichen. Auch hier findet nämlich, ebenso wie bei niedrig gestimmten Pflanzen und hoher Lichtintensität, zunächst keine Perzeption statt, bis die Umstimmung so weit vorgeschritten ist, daß der Reiz die Schwelle (hier die untere!) überschreiten kann. Es geht aus diesem Versuch offenbar hervor, daß die Herabstimmung länger dauert als die Höherstimmung, aber noch nicht mit voller Sicherheit, da ja die Anfangsstimmung nicht bekannt ist. Außerdem darf man nicht vergessen, daß sich die Steilheit der Kurve zum Teil daraus ergibt, daß hier die Zunahme der Reaktionszeit und der Umstimmungszeit sich summieren, während bei der Kurve für niedrig gestimmte Pflanzen (IIb) nur dadurch überhaupt ein Steigen stattfindet, daß schließlich das Anwachsen der Umstimmungszeit die Abnahme der Reaktionszeit übertrifft. Außerdem gibt

es für die Zunahme der Reaktionszeit nicht wie für die Abnahme eine Grenze in dem Reaktionsvermögen der Pflanze.

Um das Verhältnis von positiver zu negativer Umstimmungszeit festzustellen, wurde gleichzeitig die Reaktionszeit akkomodierter Pflanzen in zwei möglichst verschiedenen Lichtintensitäten festgestellt und die Reaktionszeit solcher, die nach der Akkomodation umgewechselt worden waren. Tabelle IV.

Die Versuche waren leider nicht alle gleich deutlich. Es ging aus ihnen aber hervor, daß die Umstimmung nicht in beiden Richtungen gleich schnell erfolgt, die Erniedrigung der Stimmung braucht mehr Zeit, als die Erhöhung. Nimmt man geringere Lichtdifferenzen, so werden die Versuche unscharf.

Die Reaktionszeiten für die positive heliotropische Reaktion im Dunkeln gewachsener Keimlinge geben eine Kurve mit einem Höhepunkt, dem Optimum der Pflanzenphysiologen seit Sachs. Obgleich nun wohl die An-

Tabelle IV.

Avena sativa.

a.

		Vorbel. cm v. d. Lampe		
		50	800	
Reaktion cm v. d. Lampe	50	30	50	20
	800	110	70	40
		Reaktionszeit in Minuten		Umstimmungszeit

b.

		Vorbel. cm v. d. Lampe		
		50	700	
Reaktion cm v. d. Lampe	50	30	45	15
	700	90	60	30
		Reaktionszeit in Minuten		Umstimmungszeit

nahme dieses Forschers verlassen ist, daß die Abhängigkeit der physiologischen Prozesse von äußeren Umständen stets eine solche Kurve liefert (Sachs *27*, 233), so ist es doch von Interesse einen Fall aufzeigen zu können, wo die Optimumkurve in ihre Komponenten aufgelöst werden kann. Wie ich gezeigt habe, kommt sie beim Heliotropismus durch den Antagonismus eines mit steigender Reizintensität verzögernden und eines beschleunigenden Einflußes zustande. Indem zuerst das Absinken der Reaktionszeit fast rein zur Geltung kommt, von einer gewissen Intensität ab aber die Umstimmungszeit Einfluß auf die Länge der scheinbaren Reaktionszeit gewinnt, findet eine Richtungsänderung der Kurven statt, die mit dem Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Reaktionszeit an sich nichts zu tun hat.

Selten wird man wohl in der glücklichen Lage sein, die Wirkung zweier Komponenten auf den Verlauf einer Reaktionskurve aufzeigen zu können. Gewöhnlich wird der Hemmungsfaktor im inneren Getriebe des Organismus verborgen bleiben, so daß scheinbar eine einheitliche Ursache Ansteigen und Abfallen der Kurve bewirkt. So war es im Grunde auch mit dem verzögernden Einfluß der heliotropischen Stimmung auf die Reaktionszeit bei „supraoptimaler“ Lichtstärke, bis es gelang, in ihrer Nachwirkung eine Handhabe zu ihrer Absonderung zu finden.

Wahrscheinlich wird ein Reizagens sehr häufig, schon bevor es durch seine Intensität schädlich auf den Gesamtorganismus einwirkt, einen die Reizwirkung hemmenden Vorgang auslösen oder steigern und dadurch das Absinken der Kurve zuwege bringen, die nur das äußerlich wahrnehmbare Aggregat von Vorgängen in seinem quantitativen Verlauf darstellt.

Die von mir revidierte Reizkurve für den Heliotropismus stellt nun auch ein vollkommenes Analogon zu der des Geotropismus dar, bei dem ebenfalls mit steigender Zentrifugalwirkung die Reaktionszeit erst schneller, dann immer langsamer abnimmt, um schließlich konstant zu bleiben. Dort gibt es offenbar keinen Indifferenzzustand bei starken Reizen und keine Beeinflussung der Stimmung durch Schwerereiz [1]).

Verhältnis des heliotropischen zum Umstimmungsreiz.

In meinen bisherigen Erörterungen habe ich überall die Sache so dargestellt, als wäre die Umstimmungsreizbarkeit etwas von der heliotropischen verschiedenes, und nur betont, daß in der heliotropischen Reizung selbst schon ein Umstimmungsfaktor gegeben sei, worauf auch Pfeffer in seiner Physiologie (*23*, 626 u. 627) hinweist. Ich glaube aber weiter gehen zu dürfen und nehme an, daß eine Einwirkung auf die Stimmung mit der Lichtreizung untrennbar verknüpft ist und an dieselben reizbaren Strukturen gebunden ist. Beide sind nur Seiten ein und desselben Gesamtvorganges oder Folgen der ersten Veränderung in dem gereizten Organ, in dem sich nicht nur der eine Vorgang als gerader Weg von der Perzeption zur Reaktion abspielt, sondern auf den Reizanstoß hin mancherlei Prozesse neben- und durcheinander wirken, von denen nur sehr wenig äußerlich sichtbar ist. Zu diesem gehört die Einwirkung auf die Stimmung, die aber mit geeigneten Mittelm nachweisbar ist. Sie setzt sofort mit der Belichtung ein, während der tropistische Reiz, wie ich zeigen konnte, oft erst wirksam wird, wenn jene eine gewisse Höhe erreicht hat. Von einer eigentlichen Reizung der Strukturen, die für die tropistische Perzeption maßgebend sind, kann man jedoch wohl nur beim Erreichen oder Festhalten einer gewissen Stimmungshöhe reden, während beim Übergang von starker zu schwacher Beleuchtung ein Nachlassen des Reizes stattfindet. Bei völliger Verdunkelung wird durch autonome Faktoren, — Gegenreaktionen, wie sie in allen Reizprozessen wirksam sind, — allmählich der tiefste Stand der Stimmung erreicht. Unter Umständen ist auch die geringe Höhe der Stimmungsreizung oder kurzweg „Stimmung“ Bedingung für die Wirksamkeit des tropistischen Reizes. Dieser aber ist an sich, als physikalische Reizursache, immer ein Hemmnis für die Erniedrigung der Stimmung. Deshalb ist es möglich, die Reaktion hochgestimmter Pflanzen bei schwachem Licht durch zeitweise Verdunkelung zu

[1]) Ich fand keinerlei Differenz in der Reaktionszeit solcher Keimlinge, die aufrecht gestanden und solcher, die eine zeitlang an horizontaler Achse rotiert hatten.

beschleunigen gegenüber anderen Pflanzen, die die ganze Zeit mit diesem schwachen Lichte beleuchtet wurden.

Nachweisen läßt sich die Veränderung der Stimmung dadurch, daß sie die unmittelbare Einwirkung des Reizes überdauert, wie das auch beim heliotropischen Reiz der Fall ist. Letzterer aber läßt sich durch Rotation oder zweiseitige Beleuchtung in seiner tropistischen Wirkung aufheben, so daß allein der umstimmende Faktor wirksam bleibt. Bei den Umstimmungsreizen ist natürlich eine gegenseitige Hinderung nicht möglich, weil es sich nicht um Richtungsreize handelt, im Gegenteil findet hier eine Summation der gesamten Lichtmenge statt, die ein Organ trifft. Ist dasselbe stielrund, wie es für die Hypokotyle der *Paniceen* und *Dicotyledonen*keimlinge sowie für die *Gramineen*coleoptylen annähernd zutrifft, so ist die beim Rotieren aufgefangene Lichtmenge der beim Stillstehen gleich [1]).

Auf anderen reizbaren Strukturen als die tropistischen und die Umstimmungsreize wird dagegen von vornherein der Einfluß der Beleuchtung auf das Ergrünen und das Wachstum beruhen, der gleichfalls eine Lichtreizbarkeit darstellt. Besonders letztere würde eine genauere Untersuchung, was Reizleitung, Korrelation und zeitliche Verhältnisse betrifft, sicher lohnen. (Vergleiche Fitting *7*, 25.)

Für das Verständnis des Zusammenhanges zwischen Umstimmung und heliotropischer Reizbarkeit schien es mir auch von Bedeutung, zu untersuchen, ob die Lokalisation der heliotropischen Perzeption in allen Fällen mit der der umstimmenden zusammenfällt. In heliotropisch perzipierenden Organen ist immer beides verknüpft. Wollen wir also eine eventuelle Trennung nachweisen, so müssen wir ein Organ benutzen, das keine Perzeption, wohl aber heliotropische Reaktion zeigt, denn nur diese gestattet, die Höhe der Stimmung zu erkennen. Also kamen für diesen Zweck nur Objekte in Betracht, bei denen Perzeption und Reaktion vollkommen auf verschiedene Organe verteilt sind. Blätter schienen weniger geeignet, also blieben nur die durch Rothert so gut bekannten *Paniceen*-Keimlinge als brauchbar übrig, bei denen der die Krümmung ausführende Achsenteil selbst keine Perzeptionsfähigkeit besitzt. Es fragte sich nun, ob dieses sogenannte Hypokotyl durch direkte Beleuchtung überhaupt nicht affiziert wird und auch in seiner Stimmungshöhe von der an seiner Spitze befindlichen Koleoptyle abhängig ist, wie es bei der heliotropischen Reizung der Fall ist.

Um diese Frage zu entscheiden, wurde die Spitze der Keimlinge bis zum Ansatz des Hypokotyles mit einem Käppchen aus Metallfolie bedeckt, wie das schon Darwin (*3*, 402) und Rothert (*26*, 17) getan haben. Nur daß ich anstatt Zinnfolie solche aus Aluminum benutzte, die etwa den

[1]) Nur von dieser hängt aber die Einwirkung auf die Stimmung ab. Deshalb kann ich nicht glauben, daß Pfeffers (*23*, 627 Anm. 1) Annahme richtig ist, daß diffuse und tropistische Inanspruchnahme verschiedene Wirkung gaben. In meinen Experimenten findet sich auch nichts, was dafür spricht.

dritten Teil wiegt und dabei etwas steifer ist. Mit solchen Käppchen bedeckte Keimlinge standen drei Stunden 30 cm von der Lampe, ohne sich heliotropisch zu krümmen. Wurden dann frische aus dem Dunkeln daneben gestellt und die Käppchen abgenommen, so reagierten in allen Fällen die vorbelichteten schneller, ein Zeichen für die Erhöhung der Stimmung, die allerdings zurückblieb gegen solche Keimlinge, die die gleiche Zeit ohne Käppchen vor der Lampe rotiert hatten. Da dabei die von Rothert (*26*, 70) als so störend empfundenen Ungleichheiten[1] nicht bemerkt wurden, gaben mehrfach wiederholte Versuche immer sehr nahe dasselbe Resultat, sodaß in meinen Protokollen, die von fünf zu fünf Minuten aufgenommen wurden, immer dieselben Zeiten stehen.

Es reagierten 50 cm von der Nernstlampe:

Panicum-Keimlinge, ohne Kappe vorbelichtet, nach . . .	45—50	Min.
solche, die mit „ „ waren, nach.	70	„
solche, die garnicht „ „ „ .	100	„

Um das wichtige Resultat völlig sicherzustellen, will ich noch einmal besonders betonen, daß bei der angewendeten Lichtintensität die Differenzen sehr scharf waren und sich auch nach Beginn der Reaktion längere Zeit deutlich zeigten. Wurden die Versuche bei schwächerem Lichte angestellt, so wurden die Differenzen der verschieden behandelten Keimlinge geringer, die individuellen größer.

Das Ergebnis läßt nun eine verschiedenartige Deutung zu. Scheinbar die einfachste ist die, daß heliotropische Reizbarkeit und Umstimmungsfähigkeit verschieden lokalisiert sind, und daß letztere an die Krümmungsfähigkeit gebunden ist, die das Hypokotyl allein besitzt. Daß die Stimmungsveränderung direkt auf die Reaktion wirke, weil in meinem Versuche nur das reagierende Hypokotyl von den Lichtstrahlen getroffen wird, ist aber durchaus noch nicht bewiesen. Ebenso gut kann ja eine Leitung des Stimmungsreizes in akropetaler Richtung nach der Koleoptyle stattfinden, die allerdings als solche von höchstem Interesse wäre.

Diese letztere Deutung nun erscheint mir als die weitaus wahrscheinlichere. Für sie spricht erstens, daß das Licht bei Verdunkelung der Koleoptyle eine geringere umstimmende Wirkung hat, als wenn diese direkt getroffen würden. Beeinflußte die Stimmung unmittelbar die Reaktion, so müßte der volle Effekt erreicht sein, wenn das allein sich krümmende Hypokotyl in seiner ganzen Ausdehnung vom Licht getroffen wird. Zweitens spricht gegen den direkten Einfluß auf die Reaktion die Tatsache, daß eine Veränderung der Stimmung auch die Richtung der Reaktion (ob positiv oder negativ) beeinflussen kann. Denn wenn der Stimmungszustand des Organes direkt auf die Stärke der Reaktion einwirkte, so wäre nicht einzusehen, wie dabei noch zwei Möglichkeiten, die positive oder die negative

---

[1]) Diese rührten wohl von einer ungleichen Verschlechterung der Luft im Sinne Richters (*25*) her.

Reaktion, vorhanden sein könnten. Offenbar ist irgendwo in der Reizkette eine Art Umschaltung vorgesehen, die bewirkt, daß die folgende tropistische Polarisation entweder in der einen oder in der entgegengesetzten Richtung stattfinden kann; ähnlich wie die Stellung eines Hahnes bei der Lokomotive bewirkt, daß beim Zulassen des Dampfes die Maschine entweder vorwärts oder rückwärts fährt. Diese Umschaltung würde dann von der Größe der Differenz zwischen Stimmung und Außenreiz abhängen. Ist die reizbare Struktur auf negative oder positive Reaktion eingestellt, so bewirkt die Intensität des Reizes die Stärke der Reaktion. Diese Auffassung stellt sich in Gegensatz zu der älteren, z. B. durch Oltmanns vertretenen, daß sich die Pflanze gegen eine Lichtintensität an sich indifferent verhält, gegen eine stärkere negativ reagiert. Erst die Beleuchtung mit diesen Lichtintensitäten bringt den Zustand hervor, der sich in der fehlenden oder negativen Reaktion offenbart. Die sogenannten indifferenten Reize z. B. werden perzipiert und würden positive Krümmung verursachen, wenn nicht durch Beleuchtung mit Licht von der betreffenden Intensität eine Umschaltung bewirkt würde, die zunächst jede Reaktion verhindert. Daß das so ist, läßt sich beweisen, wenn man dieselbe Lichtstärke in Pausen, als intermittierendes Licht anwendet. Das geschieht, indem man eine Scheibe mit Ausschnitten zwischen Pflanze und Lichtquelle rotieren läßt. Sind die Dunkelpausen lang genug, so findet positive Reaktion statt, auch wenn das Licht an sich zu stark ist, um solche hervorzurufen. Also findet Perzeption auch dieser Lichtstärke statt; aber bei einer gewissen Reizhöhe, die bei zwischengeschalteten Dunkelpausen nicht erreicht wird, wird die Kette zwischen Perzeption und Reaktion unterbrochen oder die Umschaltung auf negative Reaktion bewirkt. Nebenher geht aber immer noch die Veränderung der Stimmung, die es bewirken kann, daß die Umschaltung zurückgeht und die negative Reaktion in eine positive umschlägt (Oltmanns *21*, 12).

Da es also nach dem Gesagten nicht anzunehmen ist, daß die Veränderung der Stimmung unmittelbar die Reaktion beeinflußt, so bleibt nur noch die Möglichkeit übrig, daß die Beleuchtung des Hypokotyls von *Panicum* die Stimmung in der verdunkelten Koleoptyle erhöht, oder daß die Reizleitung durch vorhergehende Beleuchtung affiziert wird.

Das sieht nun so aus, als ob die oben ausgesprochene Behauptung, Stimmungsreiz und tropistischer würden von derselben Struktur perzipiert, sich nicht aufrecht erhalten ließe. Es bleibt aber eine andere Deutung, die mir wahrscheinlicher ist. Ich sehe in meinem Befund einen Parallelfall zu der von Fitting (*6*, 373 ff.) konstatierten Hemmungsreizbarkeit der Außenseite gewisser Ranken, die an sich keine Perzeptionsfähigkeit für die Krümmungsreaktion hat. Ich denke mir die ungleiche Verteilung der Reizbarkeit als Anpassung (resp. Arbeitsteilung) aus der gleichmäßigen hervorgegangen. Die für den Reiz nur mittelbar empfänglichen Teile, in dem einen Fall die Rankenaußenseite, in dem anderen das *Paniceen*-Hypokotyl, haben aber nur die Fähigkeit verloren, eine Krümmungsperzeption selbst-

ständig aufzunehmen, nicht die mit dieser verknüpfte Hemmungs- und Umstimmungsreizbarkeit. Klarer würde die Analogie werden, wenn man fände, daß die heliotropische Reizung der Koleoptyle von der einen Seite, durch Beleuchtung nur des Hypokotyls von der anderen Seite gehemmt würde (Fitting *7*, 68). Solche Versuche sind aber technisch schwer ausführbar, weil die einseitige Verdunkelung der Spitze bei den zarten Objekten Schwierigkeiten macht. Auch nach meinen Versuchen ist eine solche Hemmungsreizbarkeit des *Panicum*-Hypokotyls nicht bestimmt vorauszusagen, immerhin aber wahrscheinlicher gemacht.

Nach den obigen Auseinandersetzungen ist die Veränderung der Stimmung eines Organes aufzufassen als eine Beeinflussung der reizbaren Struktur, die die Grundlage irgend eines Teiles der Reizkette, — wahrscheinlich der Perzeption, — darstellt, durch einen gleichartigen oder ungleichartigen Reiz.

Nicht anschließen kann ich mich der Einteilung von Pfeffer (*22*, 477), der zwischen solchen Stimmungsänderungen unterschied, die mit der Reizwirkung steigen und fallen und solchen, die durch die Kulturbedingungen anerzogen sind. Zu den ersteren rechnet er die bei chemotaktischen Organismen beobachteten, zu den letzteren „die größere Empfindlichkeit der etiolierten Pflanze gegen Licht“. In Wirklichkeit besteht der Unterschied nur in der längeren Nachwirkung bei der heliotropischen Pflanze, denn auch bei ihr steigt und fällt die Stimmung mit der Belichtung. Die weiter von Pfeffer (loc. cit.) als Beispiel für den Einfluß der Kulturbedingungen angeführte geringe Reizbarkeit der schlecht ernährten Mimose gehört, ebenso wie die Verzögerung aller Reizbewegungen durch die Kälte, überhaupt kaum hierher und ist wohl mehr auf eine Hemmung der allgemeinen physiologischen Tätigkeit, besonders aber des Bewegungsmechanismus zurückzuführen, als auf eine spezifische Beeinflussung der Stimmung.

Sicherlich gibt es solche induzierte Stimmungen, die nicht mehr rückgängig zu machen sind, wie z. B. die durch Licht bestimmte Dorsiventralität der *Marchantia*-Brutkörperchen, sowie die Polarität des *Fucus*-Eies und der *Equisetum*-Sporen, die ebenfalls von der Lichtrichtung abhängt. Aber auch hier liegt ein Eingreifen des Stimmungsreizes in das physiologische Getriebe an einer ganz bestimmten, vorgesehenen Stelle vor, was bei der Verringerung der Sensibilität durch ungünstige Bedingungen nicht der Fall ist.

Hier reicht eben die Auffassung der Stimmungserhöhung als einfache Verringerung der Reizbarkeit nicht aus. Letztere wird z. B., wie erwähnt, auch durch Mangel an Wärme hervorgerufen, die zu den Grundbedingungen alles Lebens gehört. Das aber als Beeinflussung der Stimmung aufzufassen, wie es Pfeffer (*23*, 77) tut, erscheint mir nach meinen Untersuchungen für eine klare Unterscheidung nicht günstig. Der Mangel einer Lebensbedingung bewirkt in der Verzögerung der Reizkrümmungen keine Anpassungsreaktion der Pflanze, die dagegen vorliegt, wenn höhere Temperatur die Schwärmer von Algen auf höhere, niedrige auf geringere Lichtintensität

einstellt (Strasburger *29*, 55). Hier kann die Erniedrigung der Temperatur die Reaktion gegen Licht verstärken oder schwächen, je nach der Intensität dieses, wie es bei der Wärme als formaler Bedingung nicht der Fall ist. Eine Veränderung der Stimmung in meinem Sinne ist also immer als eine Art Anpassung aufzufassen, die die Reaktion gegenüber irgend einem Reize verändert. Werden z. B. Nebenwurzeln beleuchtet, so verkleinern sie ihren Grenzwinkel ebenso, als wenn sie stärker geotropisch gereizt würden. Da ist die Veränderung der Stimmung klar. Dagegen wirken ungünstige allgemeine Umstände auf die Reaktion gegenüber jeder Reizintensität hemmend.

Nachdem wir so den Umfang dessen, was als Beeinflussung der Stimmung anzusehen ist, fester umschrieben haben und das bezeichnende in der spezifischen, wo nicht ausschließlichen Wirkung auf eine bestimmte Reizbarkeit ohne Störung des übrigen physiologischen Getriebes gefunden haben, bleibt als weitere Einteilung am zweckmäßigsten die nach der Dauer der Einwirkung.

1. Keine oder fast keine Nachwirkung finden wir beim chemischen und besonders beim Schwerereiz.

2. Eine länger andauernde Wirkung zeichnet den Lichtreiz aus.

3. Dauernde Veränderung der Stimmung findet sich in der sogenannten stabilen Induktion, wie bei *Marchantia*-Brutkörpern etc. (Pfeffer *23*, 181 und 679), die aber mit den vorher besprochenen Erscheinungen nur in lockerem Zusammenhang steht.

Weiter könnte man dann unterscheiden zwischen Umstimmungen durch innere und äußere Bedingungen, zwischen quantitativen und qualitativen Umstimmungen. Auf diese Weise ist aber auch keine scharfe Trennung der einzelnen Gruppen zu erreichen. Auch kreuzen sich diese verschiedenen Unterscheidungen in der mannigfachsten Weise, sodaß ein ganzes System dazu gehörte, alle bekannten Fälle unterzubringen. Hiervon nehme ich aber, der Gewaltsamkeit solcher Versuche wegen, Abstand.

Biologische Bedeutung der Umstimmungsfähigkeit heliotropischer Pflanzen.

Aus dem engen Zusammenhang, den ich zwischen der Perzeption von Lichtreizen und dem Einflusse auf die Stimmung fand, läßt sich schon schließen, daß voraussichtlich überall da, wo ein Lichtsinn, d. h. Unterscheidungsfähigkeit von Lichtintensitäten vorhanden ist, auch ein veränderlicher physiologischer Zustand das betreffende Organ befähigt, sich der Stärke der Beleuchtung anzupassen. Das wurde von mir für die Achsenorgane und Koleoptylen von Keimlingen eingehend studiert, für Blätter ist es durch Oltmanns (*20*, 235) ebenfalls bekannt. Auch bei phototaktischen Pflanzen und Tieren, sowie bei der Netzhaut des menschlichen Auges wurden entsprechende Einrichtungen gefunden, wovon im nächsten Kapitel noch die Rede sein soll.

Die veränderliche Stärke der Beleuchtung in der Natur macht offenbar eine solche Einrichtung nötig, die sich dagegen beim Schweresinn, der durch eine stets gleichbleibende Kraft affiziert wird, nicht herausgebildet hat. Nun muß aber die Frage gestellt werden, was eigentlich durch diese gesetzmäßig veränderliche Lichtstimmung ökologisch erreicht wird.

Meine Versuche wurden mit Keimlingen angestellt, die eine schöne Akkomodationsfähigkeit zeigen, wie ja überhaupt die Pflanze in ihrer ersten Lebensperiode besonders anpassungsfähig ist und sein muß, um die richtige Orientierung im Raume zu gewinnen und sich aus der Erde empor zu arbeiten oder, falls der Same oberirdisch keimt, ihre Wurzeln in diese zu versenken und den Stengel über sie zu erheben.

Aus diesen Umständen ergibt sich schon, daß die Keimpflanze einem plötzlichen Lichtwechsel ebenso wie einem möglichst langen Aufenthalt im Dunkeln am häufigsten standzuhalten haben wird. Dabei ist ihr nun ihre Stimmungsreizbarkeit von besonderem Nutzen. Ein Keimling, der in der Erde tiefster Dunkelheit ausgesetzt ist, wächst zunächst negativ geotropisch senkrecht nach oben, auf dem voraussichtlich nächsten Wege zum Licht. Sobald ihn nun der geringste Lichtschimmer trifft, folgt er diesem, da seine Reizschwelle die denkbar niedrigste ist. Auf diese Weise kommt er allmählich, indem der Heliotropismus den Geotropismus überwindet[1]) oder mit ihm zusammenarbeitet, in immer hellere Beleuchtung, auf die er aber, seiner steigenden Lichtstimmung wegen, in derselben Weise positiv reagiert, bis er sein Ziel, die freie Atmosphäre, erreicht hat. Wird das junge Pflänzchen aber plötzlich von allzu grellem, ihm noch schädlichem Lichte getroffen, so sucht es der zu starken Transpiration und anderen Schädlichkeiten, die die kräftige Insolation für eine etiolierte Pflanze hat, durch negative Krümmung auszuweichen, bis es durch Erhöhung der Stimmung wieder befähigt wird, sich aufzurichten. Inzwischen wird durch Ergrünen, Verstärkung der Zellwände und der Cuticula und andere, längere Zeit brauchende Anpassungen an starke Beleuchtung der schädigende Einfluß aufgehoben.

Eine solche, negativ heliotropische Krümmung wäre nun für eine ältere Pflanze, die schon die ersten Blätter am Licht ausgebreitet hat, nicht nur überflüssig, sondern direkt schädlich. Auch muß diese auf viel stärkere Lichtintensitäten heliotropisch reagieren, um eine geeignete Orientierung zu gewinnen als sie die junge, noch zwischen Erde, Steinen oder Blättern verborgene Keimpflanze gewöhnlich treffen. Daher ist die Erhöhung der Stimmung durch Beleuchtung ökologisch ebenfalls verständlich.

Auf ein schwierigeres Gebiet begeben wir uns, wenn wir das Verhalten der erwachsenen Pflanze gegenüber dem Licht auf das Mitwirken des

---

[1]) Es ist wohl klar, worauf Czapek in seiner Arbeit (*2*) aber nicht hingewiesen hat, daß es eine biologische Bedeutung hat, wenn Keimlinge bei gleichzeitiger Einwirkung von Schwerkraft und Licht letzterem folgen. Die Erreichung des Lichtes ist ja der Endzweck. Wie leicht kann der Weg senkrecht nach oben versperrt sein.

Stimmungsfaktors untersuchen. Noch ganz dem für Keimpflanzen gesagten ähnlich sind die Bedingungen für solche Pflanzenteile, die auf irgend eine Weise verschüttet wurden und für Sprosse, die aus Wurzeln und unterirdischen Stengelorganen austreiben; nur daß hierbei im allgemeinen die Schwerkraft im höheren Maße die Führerrolle übernimmt (vergl. z. B. etiolierte Weidenzweige bei Wiesner *30* I, 40).

Wie steht es nun aber mit dem nächtlichen Zuwachs, der bekanntlich den des Tages gewöhnlich übertrifft? Falsch wäre es natürlich anzunehmen, er wüchse unorientiert. Geotropismus, Autotropismus und Epinastie richten Achsenorgane und Blätter, so daß sie auch bei Abschluß des Lichtes eine annähernd natürliche Lage gewinnen, die aber bei den Blättern und an einseitig beleuchteten Orten auch bei den Sprossen erst durch den Heliotropismus zweckmäßig korrigiert wird. (Pfeffer *23*, 677 u. 687.) Auch geht durch die anderen genannten, richtenden Faktoren ein Teil der am Tage erreichten Lichtorientierung verloren, der am Morgen möglichst früh wiedergewonnen werden muß. Würde nun auch über die nächtliche Verdunkelung die Lichtstimmung die Höhe behalten, die sie am Tage vorher erreicht hatte, so würde erst dann eine phototropische Reaktion eintreten, wenn die Beleuchtung annähernd so stark geworden wäre, wie die hellste früher erreichte (s. p. 281). Damit aber würde einmal die zur Krümmungsorientierung günstigste Zeit raschen Wachstums unbenutzt vorübergelassen werden und außerdem würde ein Teil der zur Assimilation nötigen Sonnenstrahlen die Pflanze, und besonders die Blätter, noch in ungünstiger Lage antreffen. So aber findet schon am frühen Morgen eine heliotropische Orientierung statt, so daß die Pflanze nur mit wachsender Helligkeit, entsprechend dem Stande der Sonne, eine allmähliche Veränderung der Stellungen vorzunehmen hat.

Nicht alle Blätter sind in derselben Weise befähigt, ihre Orientierung nach der Stärke und Richtung des Lichtes schnell und ausgiebig zu verändern. Besonders bevorzugt erscheinen die mit Gelenken versehenen. Für sie spielt das rasche Wachstum bei schwacher Beleuchtung keine Rolle, sobald sie allein durch Variationsbewegungen zu reagieren imstande sind. Bei ihren verhältnismäßig schnellen Krümmungen aber ist es von umso größerer Bedeutung, durch rasche Stimmungsveränderung stets vollkommen perzeptionsfähig zu sein, falls nicht die Lichtintensität gar zu plötzlich wechselt. Das kann in zwei Richtungen geschehen, Veränderungen von Hell zu Dunkel bewirken zunächst keine besondere Reaktion, (abgesehen natürlich von Schlafbewegungen), umgekehrte veranlassen Profilstellung.

Die nur durch Wachstumsbewegungen auf Licht reagierenden Blätter sind wohl gewöhnlich nur in ihrer Jugend befähigt, dem Lauf der Sonne und der Beleuchtungsintensität zu folgen. Das allmählich abklingende Wachstum verringert die tägliche Bewegungsamplitude, so daß die Blätter immer schwächer um eine Mittelstellung pendeln, die zuletzt beim Erlöschen des Wachstums als sogenannte fixe Lichtlage konstant bleibt.

Bei einem tieferen Eingehen auf die verschiedenen biologischen Typen, wie es heute noch nicht möglich ist, und weitere Untersuchungen über die Veränderungen der Lichtstimmung, besonders auch bei den Blättern, vorausgesetzt, würde sicherlich zur ökologischen Bedeutung der Akkomodation lichtempfindlicher Pflanzenorgane noch mancherlei zu sagen sein. Vorläufig aber sei das erwähnte genug. Nur sind noch einige, zum Thema gehörige Angaben und Theorien älterer Autoren zu besprechen.

So sucht Figdor (5, 14) im Anschluß an Oltmanns nachzuweisen, daß Schattenpflanzen allgemein auf niedrigere Lichtintensität gestimmt sind als Sonnenpflanzen. Da ich nun gezeigt habe, innerhalb wie weiter Grenzen die Stimmungshöhe verschiebbar ist, könnte es sich jedoch nur um Feststellung der Grenzen handeln, innerhalb deren sich die Stimmung bewegt, was von der Auffassung Figdors schon wesentlich abweicht. In Wirklichkeit hat Figdor eine dieser Grenzen festzustellen gesucht, indem er die untere Reizschwelle im Dunkeln gewachsener Keimlinge bestimmte. Nehmen wir nun selbst an, daß die Lage dieses Punktes der mittleren normalen Lichtstimmung an ihrem Standorte gewachsener Keimpflanzen proportional sei, so ist immer noch außer acht gelassen, daß der Lichtgenuß der Keimlinge keineswegs der der erwachsenen Pflanze proportional zu sein braucht, nach welch letzterem die Einteilung in Sonnen- und Schattenpflanzen allein vorgenommen wird, daß weiter für die biologische Funktion die Schnelligkeit der Akkomodation und der Reaktion mindestens ebenso wichtig ist, wie die mittlere Stimmungshöhe.

Soll Figdors Ansicht aber garnicht auf eine teleologisch-biologische Deutung hinauslaufen, die den Einfluß der Stimmungshöhe auf die heliotropische Krümmung zur Grundlage hätte, sondern will er in der Höhe der Stimmung eine, abgesehen von der Wirkung auf den Heliotropismus, mit der Standortsanpassung zusammenhängende Einrichtung sehen, so ist nicht zu verstehen, worin dieser Zusammenhang bestände. Die Höhe der Lichtstimmung bedeutet doch nicht einen der Beleuchtung angepaßten Zustand der ganzen Pflanze, wie etwa die Lage der Temperatur-Kardinalpunkte, die für das Gedeihen des Organismus in irgend einer Wärmelage von Bedeutung ist, sondern die Lichtstimmung ist garnichts anderes als die Art, wie die Pflanze auf verschiedene Lichtintensitäten heliotropisch reagiert.

Nun berechtigen noch dazu Figdors experimentelle Ergebnisse nicht zu dem Schlusse, daß die Pflanzen nach der Lage ihrer heliotropischen Reizschwelle in eine Reihe gebracht werden können, die dem Lichtgenuß an ihrem Standorte entspricht[1]). Erstens ist die Zahl der untersuchten Pflanzen zu gering, zweitens sind schon unter den untersuchten Keimlingen mehrere Ausnahmen und zweifelhafte Fälle, drittens müßte bei diesen Versuchen

[1]) Hier soll auch noch eine Vererbung erworbener Eigenschaften mitwirken, da Figdor annimmt, daß ein sonniger Standort der Mutterpflanze die ältere erbliche Anlage von Schattenpflanzen auch in der nächsten Generation beeinflusse (für *Vicia sativa* l. c. p. 14).

die Wirkung der Schwerkraft ausgeschlossen werden, da zwei derartige Versuche (*5*, 13) ergaben, daß durch den Geotropismus eine sehr wesentliche Veränderung hervorgerufen wurde, die bei verschiedenen Pflanzen verschieden groß ausfallen muß. (Die unbekannte Wirkung des Autotropismus bliebe auch dann noch bestehen!)

Ich ging auf diesen Fall näher ein, um gleichzeitig meinen eigenen Standpunkt in dieser Sache zu präzisieren und zu zeigen, was für ein Gewirr von unbewußten Trugschlüssen hier zu einem, scheinbar einleuchtenden Ergebnis geführt hat. Auf diese Weise ist der so sehr erwünschte Zusammenschluß zwischen Biologie und Physiologie nicht zu gewinnen, dazu gehört schon eine feinere Analyse der Tatsachen.

Wir haben, wie ich nicht erst zu erweisen brauche, vorläufig kein Mittel, die relative Höhe der Stimmung einer Pflanze in irgend einem Momente festzustellen, außer durch die Verzögerung der Reaktion bei verschiedenen Lichtintensitäten. Auf diese Weise sind aber immer nur die Stimmungshöhen bei derselben Pflanzenart zu vergleichen, da die Reaktionszeiten noch von vielen anderen, unberechenbaren Faktoren, die im Wesen der Pflanze liegen, abhängen. Verschiedene Pflanzenarten zu vergleichen ist nicht möglich, außer durch die Lage der Reizschwelle, weil bei der Feststellung dieser die Reaktionszeit nicht in Betracht kommt. Das hat Figdor richtig herausgefühlt. Die Reizschwelle ist aber nur bei niedrigst gestimmten Pflanzen zu bestimmen, weil eine höhere Stimmung bei der Untersuchung selbst sich verändern würde. Die Unzulässigkeit der Übertragung solcher Befunde auf den Zustand bei normalem Wachstum leuchtet ein.

Auch Oltmanns begeht den Fehler, die Lage der Reizschwelle im Dunkeln gewachsener Pflanzen mit der Lichtmenge in Verbindung zu bringen, die sie gewöhnlich trifft. Er überträgt die an sich wohl richtige Anschauung, daß gewisse freibewegliche Organismen, wie *Volvox*, durch positiv oder negativ phototaktische Bewegungen die für sie günstigste Helligkeit aufsuchen, auf alle andern Fälle, auch auf festgewachsene Pflanzen, deren Biologie von Grund aus verschieden ist. So nennt er überall diejenige Helligkeit optimal[1]), die Indifferenz, also weder positiven noch negativen Heliotropismus hervorruft. Diese Lichtintensität liegt aber, wie ich gezeigt habe, für verschieden vorbehandelte Pflanzen ganz verschieden, so daß die Lage des Indifferenzpunktes keineswegs auf derlei biologische Zusammenhänge schließen läßt, um so weniger als auch hier eine Übertragung von der Keimpflanze auf die späteren Stadien nicht zulässig ist[2]). Besonders verkehrt wird aber die Be-

[1]) Das führt noch besonders dadurch zu Verwirrungen, daß Wiesner (*30*, I, 38) diejenige Lichtintensität optimal nennt, die schnellste heliotropische Reaktion etiolierter Pflanzen hervorruft. Man sollte bei allgemein physiologischen Begriffen besser die Zweckbeziehung ganz fortlassen. Vergl. auch Pfeffer, *23*, 627.

[2]) Am Licht gewachsene Keimlinge reagieren gerade bei der von Oltmanns für etiolierte als „optimal" bezeichneten Lichtintensität mit größter Energie, obgleich sie es, dem Gedankengange dieses Autors entsprechend, „gar nicht nötig" hätten!

zeichnung des Indifferenzstadiums als Optimum, wenn sie auch auf *Phycomyces* angewendet wird, der als „Schattenpflanze“ mit niedriger Lichtstimmung aufgeführt wird. Es ist doch wohl anerkannt, daß für Pilze, wie z. B. *Phycomyces* und *Pilobolus* der Lichtsinn nicht den Zweck hat, sie in günstige Beleuchtungsverhältnisse zu bringen, wie es bei einer phanerogamen, grünen Keimpflanze der Fall ist, sondern daß er allein der Fortpflanzung dient. Inwiefern soll da nun die Lichtintensität, die für im Dunkeln gewachsene Fruchthyphen weder positiven noch negativen Heliotropismus hervorruft, optimal sein? Sie ist es weder für den Gesamtorganismus noch für eine Partialfunktion.

Diese Richtigstellung soll aber dem sehr großen Verdienst von Oltmanns' Arbeit keineswegs Abbruch tun, umsoweniger, als dieser Forscher (*20*, 260) sich selbst deutlich genug über die Unsicherheit seiner biologischen Deutungen ausspricht. Er kommt dann allerdings zu dem Schlusse, daß die Stärke und Richtung der Lichtbewegungen bei verschiedener Lichtintensität indirekt zweckmäßig sein wird, wo wir den unmittelbaren Nutzen nicht sehen. Das mag in vielen Fällen richtig sein, ich bin auch nicht dafür, von der Nutzlosigkeit einer Einrichtung zu sprechen, deren Zweckmäßigkeit nicht ohne weiteres einleuchtet, aber es bleibt immer noch die Möglichkeit, daß zwar das Vorhandensein und die Stärke der Lichtreizbarkeit bei genauerem Eingehen auf spezielle Eigentümlichkeiten biologisch deutbar sind, nicht aber die quantitativen Verhältnisse, die mit der Reizbarkeit als solcher untrennbar verknüpft sind und mit in Kauf genommen werden müssen.

Aus dem Gesagten geht jedenfalls hervor, daß die ökologische Deutung zwar auch bei allgemein physiologischen Tatsachen hier und da gelingen mag, daß sie aber ihre erste und zunächst wichtigste Tätigkeit gerade bei den Ausnahmen oder Anpassungen an spezielle, greifbare Bedingungen zu entfalten hat. Eine Reizbarkeit, ein Reaktionsvermögen ist gegeben, das sich vom Leben als solchem nicht trennen und daher auch nicht erklären läßt. Es läßt aber mancherlei Möglichkeiten der weiteren Ausgestaltung zu. Hier wird eine Seite eines Reizkomplexes gefördert, dort eine unterdrückt. So kommen die Differenzen zustande, die wir als Anpassungen vor uns sehen.

Je allgemeiner eine physiologische Tatsache ist, je mehr Organismengruppen sie umfaßt und je weiter ihre Entstehung im Stammbaum zurückliegt, um so unsicherer wird die Deutung, um so wertvoller allerdings die Aufdeckung eines klaren Zusammenhanges. Diesen Weg von der allgemeinen zur speziellen Gesetzmäßigkeit, entsprechend der Entwickelung des Lebens auf der Erde, wird aber der Gedankengang einer künftigen Biologie zurücklegen müssen, wenn sie sich mit den Errungenschaften der modernen Systematik und Physiologie ins Einvernehmen setzen will.

Allgemeine Physiologie der Lichtstimmung.

Bei unseren geringen Kenntnissen auf diesem Gebiete konnte ich nur einzelne Andeutungen über den biologischen Wert der Stimmungsveränderungen geben, die im übrigen durch die jeweiligen Bedürfnisse modifiziert erscheinen können. Das wird voraussichtlich bei den Tieren in stärkerem Maße der Fall sein als bei den höheren Pflanzen, für die die Bedingungen des Lebens nicht so sehr variieren.

Durch diese spezifischen Anpassungen braucht aber das physiologische Grundgesetz nicht ganz verdeckt zu sein. So fanden z. B. Groom und Loeb (*9*), daß die Intensität des Lichtes den Sinn der Phototaxis von *Balanus*-Larven bestimmt, ganz in derselben Weise, wie das Strasburger und Oltmanns für pflanzliche Schwärmer nachgewiesen haben. Bei Lampenlicht wurde stets positive Phototaxis beobachtet, starkes Sonnenlicht dagegen rief negative hervor. Auch wurde eine Veränderung der Stimmung durch Beleuchtung beobachtet, die freilich nicht in allen Einzelheiten mit dem für Pflanzen bekannten übereinstimmte. Später jedoch gab Loeb selbst an, daß seine abweichenden Beobachtungen nicht wiederholt werden konnten und daß die Umwandlungen der heliotropischen Stimmung wohl von mehr Variablen abhingen (*15*, 197). Letzteres scheint bei freibeweglichen Organismen häufig der Fall zu sein, wie schon Strasburger fand. Loeb selbst gab in einer drei Jahre nach der ersten erschienenen Arbeit (*14*, I, 272) zahlreiche Beobachtungen über die Veränderung der Stimmung durch andere physikalische und chemische Einflüsse an, die kürzlich noch vermehrt wurden (*15*). Da Loebs Versuche ohne genauere Kenntnis der Ergebnisse der pflanzlichen und menschlichen Reizphysiologie durchgeführt wurden, so wäre eine neuerliche Untersuchung mit Berücksichtigung aller Nebenwirkungen von großem Wert, wofür in Loebs Arbeiten mancherlei Anregung zu finden wäre.

Noch näher als der Vergleich mit phototaktischen Tieren liegt uns wohl der mit dem menschlichen Auge, den schon Darwin (*3*, 417) bei seinen Beobachtungen über die heliotropischen Nachwirkungen und die Erhöhung der Reizbarkeit durch Verdunkelung zog.

Wir wissen, daß sowohl beim Übergang aus dem Hellen ins Dunkle, wie auch bei dem umgekehrten der Zustand der Netzhaut sich erst der Beleuchtung der Umgebung anpassen muß, ehe ein deutliches Sehen möglich ist [1]. Die Erscheinung der Indifferenz niedrig gestimmter Pflanzen bei starkem Licht kann man direkt der positiven Blendung vergleichen, wie Wundt (*32*, II, 171) den Zustand nennt, in dem das Auge nach dem Übergang aus dem Dunkeln ins Helle vor der Akkomodation sich befindet. Das umgekehrte, „negative Blendung", tritt nach dem Wechsel von Licht zu Dunkel-

[1]) Die Veränderungen der Größe der Pupille dienen mehr dazu, bei plötzlichem Wechsel die noch nicht adaptierte Netzhaut zu schützen.

heit ein, wobei die schwachen Reize, wie auch bei der Pflanze zunächst, unterschwellig bleiben. Wundts Worte hierüber passen ebensogut auf Pflanzen; er sagt (l. c.): „so können wir nämlich die Erscheinung nennen, daß beim plötzlichen Eintreten aus dem Hellen ins Dunkle sowohl die Reiz- wie die Unterschiedsschwelle stark erhöht (hochliegend?!) erscheint, dann aber bei längerem Aufenthalt im Dunkeln allmählich sinkt. Beide Tatsachen weisen darauf hin, daß die Netzhaut allmählich in einen Zustand übergeht, der der Beleuchtung der Umgebung angepaßt ist: im Dunkeln wird sie reizbarer, im Hellen vermindert sich ihre Reizbarkeit". Auch beim Menschen sind die Extreme durch alle Zwischenglieder verbunden, wie Wundt ebenfalls betont: „Nach diesen" [subjektiven Kennzeichen] „muß man jedenfalls mannigfache Stufen der Adaptation annehmen, bei denen jedesmal durch uns noch unbekannte Vorgänge innerhalb der Sehzellen diese den der Lichtumgebung adäquaten Zustand der Erregbarkeit annehmen. Die Geschwindigkeit, mit der dies geschieht, ist dabei selbst hauptsächlich von der Lichtumgebung abhängig. Namentlich bedarf die Dunkeladaptation einer erheblich längeren Zeit als die Helladaptation". Letzteres ist auch bei der Pflanze der Fall, also stimmen beide Phänomene sogar in solchen Einzelheiten überein, wie es die Zeitverhältnisse sind. Ich muß gestehen, daß ich zwar gehofft hatte, meine Resultate würden einer allgemein physiologischen Anwendung fähig sein, aber doch erstaunt war, als ich nach Schluß meiner Experimente diese Stelle las. Denn vorher erschien mir der Vergleich der pflanzlichen Lichtperzeption mit der des menschlichen Auges auch in den quantitativen Verhältnissen etwas kühn, trotzdem es Nathansohn und mir (*19*) schon früher gelungen war, die Gültigkeit des fürs Auge nachgewiesenen Talbotschen Gesetzes für die Summation von Lichtreizen auf die Pflanze auszudehnen, und nach Massart (*16*) das Webersche Gesetz für sie ebenfalls zutrifft.

Da nun aber festgestellt wurde, daß das Verhalten der lichtempfindlichen Pflanzen mit dem der Netzhaut in einigen wichtigen Punkten vergleichbar ist, mag es gestattet sein, mit Benutzung der Tatsachen aus beiden Gebieten den Versuch einer zusammenfassenden Darstellung zu wagen. Besonders das Verhältnis von Umstimmung und Weberschem Gesetz scheint mir einer Klärung bedürftig. Die allgemeinen Tatsachen, um die es sich handelt, sind folgende:

Die heliotropische Pflanze ist, wie viele andere Organismen, mit einem Lichtsinn begabt, d. h. mit der Fähigkeit, Helligkeitsunterschiede wahrzunehmen. Diese Tatsache ist unabhängig von der unentschiedenen Frage, ob Lichtrichtung oder Lichtabfall von der heliotropischen Pflanze als Krümmungsreiz empfunden wird. Denn schon daraus, daß die Pflanze auf verschieden starkes Licht verschieden schnell, und auf starkes negativ, auf schwächeres positiv reagiert, geht hervor, daß sie ein Unterscheidungsvermögen für Helligkeiten hat.

Allen mit einem solchen Lichtsinn ausgestatteten Organismen resp. Organen scheint nun die Fähigkeit eigen zu sein, ihre reizbare Struktur der Stärke der Reizes anzupassen, so daß die Reizbarkeit, die, stationär gedacht, nur

ein gewisses Helligkeitsgebiet umfaßt, durch die Akkomodation befähigt wird, in weiteren Intensitätsgrenzen zu arbeiten. Durch die Akkomodation wird aber nicht nur bewirkt, daß die Schwellenwerte verschoben werden, sondern außerdem, daß für die betreffende Helligkeit maximale Unterschiedsempfindlichkeit erreicht wird. Außerdem ist für die Pflanze mit ihr die kürzeste Reaktionszeit verknüpft, der Reiz hat also bei der auf die betreffende Lichtintensität gestimmten Pflanze seine maximale, ihm zukommende heliotropische Wirksamkeit[1]).

Soll ein neu hinzukommender Reiz mit einem anderen verglichen werden, so ist es nötig, daß der erste so lange gewirkt hat, bis die Nachwirkungen früherer Reize verklungen sind, d. h., bis das Organ akkomodiert ist. Nur unter diesen Umständen zeigt die Proportion zweier zu vergleichender Reize das quantitative Verhalten, das durch das Webersche Gesetz ausgedrückt wird, d. h., die Unterschiedsschwelle entspricht immer demselben minimalen Verhältnis der beiden Reize. Dieses Verhältnis wird größer, sobald das Organ nicht akkomodiert ist, sei es nun höher oder tiefer gestimmt; also wird eine Differenz zweier Eindrücke, die zunächst unterschwellig ist, die Schwelle überschreiten können, wenn die Stimmung sich der Beleuchtung angepaßt hat, gleichgültig, ob sie dabei steigen oder fallen muß. Wir sehen daher unter Umständen bei Erhöhung der Stimmung die absolute Reizschwelle steigen, die Unterschiedsschwelle aber sinken. Die Akkomodation verfeinert das Unterscheidungsvermögen!

Was die Zeiten anbelangt, die zur Umstimmung nötig sind, so herrscht hierin ebenfalls eine Gesetzmäßigkeit, die darin besteht, daß sie mit wachsender Differenz zwischen der bestehenden und der zu erreichenden Stimmungshöhe zunehmen. Bei der Veränderung der Stimmung werden kontinuierlich alle zwischenliegenden Stadien durchlaufen, so daß beim Ausgehen von einem solchen der weitere Verlauf derselbe ist, wie wenn schon vorher eine Veränderung stattgefunden hätte. Daraus geht hervor, daß der Gang in jedem Moment nicht von der früheren Stimmung abhängig ist, sondern nur von der augenblicklichen und der zu erreichenden, gewissermaßen von dem Niveauunterschied. Auch darin zeigt sich ein gemeinsames Moment, daß die positive Umstimmung von dunkel zu hell schneller vor sich geht, als die negative von hell zu dunkel.

Diese Darstellung soll nun in folgendem durch Anführung der entsprechenden Beobachtungen gestützt werden.

Wir haben gesehen, daß eine Erhöhung der Reizstimmung eine Erhöhung der Reizschwelle in sich schließt, die freilich für die Pflanze nicht experimentell nachgewiesen, sondern nur aus der Veränderung einer anderen, mit ihr funktionell verknüpften Größe, der Reaktionszeit geschlossen wurde.

[1]) Daraus könnte man ein, allerdings nicht vollkommen entscheidendes Argument für die Annahme ziehen, daß der Heliotropismus auf Unterschiedsempfindlichkeit beruht, da mit dieser die heliotropische Reizintensität bei Veränderung der Stimmung steigt und fällt.

Wollte man die Schwellenwerte für verschiedene Stimmungshöhen zahlenmäßig feststellen, was für Pflanzen an sich schon große experimentelle Schwierigkeiten hat, so müßte man die Stimmung längere Zeit auf einer gewissen Höhe festhalten[1]), weil die Dauer eines Versuches mit Pflanzen zu lang ist, als daß die Stimmung nicht wesentlich fiele. Das ist beim Auge nicht der Fall, daher hat schon Aubert (*1*, 28) den Versuch machen können, die Verschiebung der Reizschwelle durch Aufenthalt im Dunkeln zu messen. Die Kritik seiner und der späteren Arbeiten findet sich bei Piper (*24*), dem wir die genauesten Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken. Aus seinen Messungen geht hervor, wie groß die Anpassungsfähigkeit der Netzhaut ist, auch kann man daraus die Adaptationszeiten entnehmen.

Zahlreicher sind die Arbeiten über den Einfluß der Beleuchtungsintensität auf die Unterschiedsschwelle, die bekanntlich dem Weberschen Gesetz unterliegt. Es besagt, daß der eben merkliche Unterschied zwischen zwei Reizen mit der Reizintensität wächst, und zwar proportional dieser. In diesem Anwachsen der Unterschiedsschwelle und der Reizschwelle bei der Inanspruchnahme durch einen Reiz sieht Pfeffer (*23*, 627) ein gemeinsames Moment und ordnet beide als Abstumpfungen durch den Reiz unter einen Begriff. Der Zusammenhang scheint mir aber doch komplizierter als es hiernach den Anschein haben könnte. Die Erweiterung des Wortes „Schwelle“ auf den geringsten eben merklichen Unterschied war eine etwas willkürliche Übertragung Fechners (*4*, I, 242), die uns nicht täuschen darf.

Bei der Prüfung des Weberschen Gesetzes wurden die zu vergleichenden Reize entweder gleichzeitig oder hintereinander angewendet, je nach der Art des zu prüfenden Sinnesgebietes. War das Organ z. B. das Auge, so wurden beide Reize meist nebeneinander angewendet, war es das Ohr, nacheinander. Daraus ist zu ersehen, daß es nicht die Abstumpfung ist, die die Unterschiedsschwelle mit steigender Reizstärke erhöht. Gerade die geringe Dauer der Nachwirkung und das Fehlen der Ermüdung macht die Schallempfindungen besonders geeignet für die genaue Konstatierung des Weberschen Gesetzes (Wundt *32*, I, 514). Bekanntlich fließen Schallempfindungen erst bei viel höherer Frequenz ineinander als Gesichtsempfindungen. Die Nachwirkungen spielen beim Auge eine große Rolle, es verhält sich in dieser Beziehung der heliotropischen Pflanze durchaus analog. Die Erscheinung, von der ich spreche, ist die Akkomodation der Netzhaut, bei der z. B. Kries (*18*, 168) von einer durch Licht beeinflußbaren Stimmung, ganz in unserem Sinne, spricht. Piper (*24*, 161) hat für das Auge festgestellt, wie sich die Reizschwellen beim Übergang von Hell- zu Dunkeladaptation verschieben. Er fand die Akkomodationszeit um so größer,

---

[1]) Das würde durch eine, an sich atropistische Beleuchtung möglich sein, die etwa von oben einfiele, vielleicht auch durch zwei, sich in ihrer heliotropischen Wirkung aufhebende Lichtquellen oder durch Rotation gegenüber der umstimmenden Lampe, während die andere mitrotierte.

je größer die Differenz zwischen der vorhandenen und der der neuen Beleuchtung entsprechenden Stimmung war.

Ich sagte oben, daß das Webersche Gesetz am reinsten und in der breitesten Gültigkeit zutage tritt, wenn vollständige Akkomodation an den Lichtreiz erreicht ist, von dem der zweite eben merklich unterscheidbar sein soll. Unter dieser Voraussetzung ist nämlich die Unterschiedsschwelle am niedrigsten. Das akkomodierte Auge hat also die größte Sehschärfe, die bei der betreffenden Helligkeit möglich ist, ähnlich wie die akkomodierte Pflanze die schnellste Reaktion zeigt, die bei der betreffenden Helligkeit möglich ist. Aber wie wir dort gesehen haben, daß die normale Reaktionszeit von der Lichtintensität abhängig ist, so auch die Helligkeitsempfindung und die Sehschärfe des Auges, im Gegensatz zu Schirmers Behauptung (28, 147), daß das akkomodierte Auge von verschiedenen Lichtintensitäten einen gleichbleibenden Eindruck habe. Die Akkomodation kann nicht mehr leisten, als das Auge so sehtüchtig zu machen, wie es eben bei der betreffenden Helligkeit überhaupt möglich ist. Es braucht wohl kaum daran erinnert zu werden, daß selbst das völlig akkomodierte Auge Mondlicht als schwächer empfindet und dabei weniger gut unterscheidet, als bei Sonnenlicht. Die absolute Schätzung für die Reizintensität (die allerdings sehr wenig genau ist und nur große Intervalle zu Bewußtsein bringt) ist aber am besten beim akkomodierten Auge, so wie die akkomodierte Pflanze durch ihre Reaktionszeit am schärfsten die Reizstärke des betreffenden Lichtes erkennen läßt. Jedenfalls wird auch darin Übereinstimmung herrschen, daß bei der akkomodierten Pflanze die Unterschiedsschwelle am tiefsten liegen wird. Das ließe sich experimentell prüfen. (Vergl. Anm. auf vor. Seite.)

Wir sehen durch die Stimmungserhöhung unter Umständen die Unterschiedsschwelle sinken, während die Reizschwelle steigt, ein Zeichen, daß man beide nicht ohne weiteres zusammenordnen kann. Das fand schon früher seinen Ausdruck darin, daß es nicht recht passend erschien, von einer Verminderung der Empfindlichkeit oder einer Abstumpfung zu reden, wo die physiologische Reizwirkung verstärkt wird.

Mancherlei Hoffnungen könnte man an die enge Übereinstimmung in der Abhängigkeit der Reizbarkeit von der Inanspruchnahme durch den Reiz bei so verschiedenen Organismen, wie es Algenschwärmer, *Volvox*kolonien, *Phycomyces*fruchtträger, phanerogame Keimlinge, *Balanus*-Larven und das menschliche Auge sind, knüpfen; man muß sich dabei aber immer vergegenwärtigen, daß ein experimentelles Ergebnis stets nur für die Fälle als gültig betrachtet werden darf, für die es wirklich nachgewiesen worden ist. Wollen wir daraus aber ein allgemein-physiologisches Gesetz ableiten, was zunächst unser Ziel sein muß, so dürfen wir nicht vergessen, daß ein solches noch lange keine physikalisch-chemische Erklärung darstellt.

Eine andere Erklärungsweise ist die teleologische. Sie sollte immer zur Ergänzung der kausalen, die uns ja doch stets zum größten Teil verschlossen bleibt, herangezogen werden. Beim Auge finden wir es sehr verständlich, daß es im adaptierten Zustande für seine augenblickliche Aufgabe am besten geeignet ist. Daß aber auch die Pflanze, die auf die betreffende Helligkeit gestimmt ist, am schnellsten reagiert, also offenbar am stärksten gereizt wird, bedurfte eines eingehenden Nachweises. Auch ist es vorläufig nicht einzusehen, von welchem Nutzen diese Einrichtung sein kann. Wohl können wir einige gröbere Anpassungserscheinungen der Lichtempfindlichkeit ökologisch verständlich zu machen suchen. Warum aber die Pflanze eine so feine Abstufung ihres Lichtsinnes aufweist, wie er in den Erscheinungen der Umstimmung, sowie in der nach Dauer und Intensität genau präzisierten Reizung durch kurze Lichtblitze (Nathansohn und Pringsheim *19*) zutage tritt, das können wir vorläufig durchaus nicht sagen. Jedenfalls sehen wir soviel, daß die Trägheit, die die Pflanze Reizen gegenüber scheinbar aufweist, nur von ihrer, den Tieren gegenüber erschwerten Bewegungsfähigkeit herrührt, die Sensibilität als solche steht in der Feinheit der quantitativen Abstufung der der Tiere durchaus nicht nach.

Die Allgemeingültigkeit gewisser physiologischer Gesetze, wie sie für das Webersche, das Talbotsche und das der Adaptation zu bestehen scheint, muß andererseits gerade vor biologischer Deutung im einzelnen warnen. Um so unklarer wird allerdings deren Verhältnis zur Lehre von der Anpassung durch Auslese. Wir können nur annehmen, daß sie mit dem Wesen der Reizbarkeit untrennbar verknüpft sind, so wie diese mit dem des Lebens.

Zusammenfassung.

1. Die Reaktionszeiten heliotropischer Pflanzen nehmen mit wachsender Lichtintensität stetig ab, erst stärker, dann wenig, um schließlich konstant zu werden.

2. Die [scheinbare] Verlängerung der Reaktionszeit von einer gewissen, früher als Optimum bezeichneten Lichtstärke ab, rührt daher, daß die Pflanzen bei dieser Intensität zunächst indifferent sind, bis die Stimmung so weit gestiegen ist, daß Reaktion eintritt.

3. Das oben erwähnte scheinbare Optimum ist nur bei im Dunkeln kultivierten Pflanzen zu beobachten und hat schon deshalb eine geringe Bedeutung.

4. Werden die Pflanzen, nachdem sie aus dem Dunkeln gekommen sind, eine Zeit lang unter Rotation mit der Lichtintensität beleuchtet, gegen die sie später reagieren sollen, so fällt auch bei starkem Licht die Indifferenz fort, und es zeigt sich eine, gegenüber früheren Angaben wesentlich beschleunigte Reaktion.

5. Diese Reaktion akkomodierter Pflanzen ist die schnellste, die bei der betreffenden Lichtstärke überhaupt möglich ist. Die so erhaltenen Reaktionszeiten für verschiedene Lichtintensitäten geben die unter 1. beschriebene Kurve.

6. Da im ersten Teil der Belichtung niedrig gestimmter Pflanzen mit starkem Licht, der „Umstimmungszeit", die Lichtrichtung ohne Bedeutung ist und nur die Intensität in Betracht kommt, reagieren solche Pflanzen, die während dieser Zeit rotierten oder rückwärts beleuchtet wurden, ebenso schnell wie solche, die die ganze Zeit ruhig gestanden haben.

7. Ähnlich sind die Verhältnisse bei hochgestimmten Pflanzen und niedriger Lichtintensität. Der Stimmungsbereich, innerhalb dessen wirklich Reaktion stattfindet, ist recht eng.

8. Bei *Paniceen*-Keimlingen ist das Hypokotyl, das keinen Lichtreiz perzipieren kann, für Umstimmung doch empfänglich. Bei Verdunkelung der Koleoptyle ist aber die Umstimmung geringer als bei Beleuchtung des ganzen Keimlings.

9. Die Veränderung der Stimmung eines Organes ist aufzufassen als eine Beeinflussung der reizbaren Struktur, die die Grundlage irgend eines Teiles der Reizkette darstellt, durch einen gleichartigen oder ungleichartigen Reiz.

Man muß unterscheiden zwischen:

a) der Akkomodation, die die Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse bedingt, und

b) der Umschaltung, die es bewirkt, daß positive, negative oder garkeine Reaktion stattfindet.

10. Die Umschaltung ist abhängig von der Differenz zwischen der bestehenden und der der Beleuchtung entsprechenden Stimmungshöhe; verringert sich diese Differenz, so werden etwaige Umschaltungen rückgängig gemacht. Das Resultat ist positive Reaktion, falls das Organ zu ihr überhaupt befähigt ist.

a) Wird eine niedrig gestimmte Pflanze hell beleuchtet, so reagiert sie negativ, ist die Beleuchtung schwächer, positiv. Dazwischen liegt die Indifferenzzone.

b) Wird eine hochgestimmte Pflanze stark beleuchtet, so reagiert sie positiv, wird sie schwach beleuchtet, so bleibt der Reiz unterschwellig, bis die Stimmung so weit gesunken ist, daß positive Reaktion stattfindet.

c) Die Stimmungshöhe folgt in beiden Richtungen der Stärke der Beleuchtung; nach oben aber schneller als nach unten.

11. Eine ökologische Deutung der Stimmungsverändernngen ist nur in beschränktem Maße möglich. Alle Hypothesen, die die Stimmungshöhe als etwas konstantes zugrunde legen, sind hinfällig. Für die von mir untersuchten Keimlinge ist die Umstimmung durch Veränderung der Beleuchtung als biologischer Faktor am besten verständlich.

12. Die Stimmungsveränderungen der menschlichen Netzhaut entsprechen in mehreren wichtigen Punkten denen der heliotropischen Pflanze. Da auch bei anderen Organismen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen, so haben wir hierin wohl eine allgemein-physiologische Gesetzmäßigkeit des Lichtsinnes vor uns.

Zitierte Literatur.

Bei den Zitaten im Text ist die schräggedruckte Zahl die hier voranstehende, die zweite die Seitenzahl.

1. Aubert, Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865.

2. Czapek, Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CIV, Abt. I. 1895.

3. Darwin, Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von V. Carus. Stuttgart 1899.

4. Fechner, Elemente der Psychophysik. Leipzig 1860.

5. Figdor, Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CII, Abt. I. 1893.

6. Fitting, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 38. 1903.

7. Fitting, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Sonderabdruck aus: Ergebnisse der Physiologie von Acher und Spiro, IV. und V. Jahrgang. Wiesbaden 1907.

8. Fitting, Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 44. 1907.

9. Groom und Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus*. Biologisches Zentralblatt, Bd. X. 1890.

10. Hering, Zur Lehre von den Beziehungen zwischen Leib und Seele. I. Mitteil. Über Fechners psychophysisches Gesetz. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem. naturw. Klasse, Bd. LXXII, Abt. III. 1875.

11. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

12. Kniep, Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von *Fucus*. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 44. 1907.

13. Kraepelin, Philosophische Studien, Bd. 2. 1885.

14. Loeb, Die künstliche Umwandlung von positiv heliotropischen Tieren in negative und umgekehrt. Pflügers Archiv Bd. LIV, 1893. Englisch abgedruckt in: „Studies in General Physiology", Bd. I. Chicago und London 1905, p. 265. Zitate hiernach.

15. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

16. Massart, La loi de Weber vérifiée pour l'héliotropisme d'un champignon. Bull. de l'Acad. belg. 3 sér., Bd. 16, No. 12. 1888.

17. Müller, N. J. C., Untersuchungen über die Krümmungen der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Botan. Untersuchungen, Bd. 1, p. 57. 1877 (1872).

18. Nagel, Handbuch der Physiologie des Menschen. III. Bd.: Physiologie der Sinne. Die Gesichtsempfindungen von Kries. Braunschweig 1905.

19. Nathansohn und Pringsheim, E., Wirkung intermittierender Beleuchtung beim Heliotropismus. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 44, 1907. (Erscheint etwa gleichzeitig.)

20. Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora 1892.

21. Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.

22. Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Heft III. Leipzig 1884.

23. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig 1904.

24. Piper, Über Dunkeladaptation. Zeitschrift für Physiologie und Psychologie der Sinnesorgane, Bd. 31. 1903.

25. Richter, O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXV. Abt. I. 1906.

26. Rothert, Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VII, Heft 1. 1894.

27. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. I. Auflage. 1882. In der zweiten Auflage von 1887 findet sich die angeführte Bemerkung nicht.

28. Schirmer, Über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes für den Lichtsinn. Archiv für Ophthalmologie, Bd. 36, 4. 1890.

29. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Sonderabdruck aus der Jenaischen Zeitschrift f. Naturw. 12. Jena 1878.

30. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. I. Teil. Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der Wiener Akad., Bd. XXXIX. 1878. II. Teil, Bd. XLIII. 1882.

31. Wiesner, Versuch einer Bestimmung der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit nebst Bemerkungen zur Theorie des Heliotropismus. Österr.-bot. Zeitschr. 1893.

32. Wundt, Physiologische Psychologie, 5. Auflage. Leipzig 1902 u. 03.

Inhaltsübersicht.

Beiträge

zur

Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

Dr. Felix Rosen,
Professor an der Universität Breslau.

Neunter Band. Drittes Heft.
Mit einer Tafel.

Breslau 1909.
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).

Inhalt des dritten Heftes.

Untersuchungen über Stoßreizbarkeit.

Von **Julius Brunn.**

I. Einleitung.

Schon Theophrast hat davon gewußt, daß es Pflanzen gäbe, die bei Berührung die Blätter sinken ließen, wie es ihm aus Ägypten von großen Bäumen in der Nähe von Memphis (Historia plantarum IV, 2, 11) berichtet worden war. Er hat aber diese Erscheinung augenscheinlich nur als eine Art Welken aufgefaßt, und er sah sich nicht genötigt, an der Definition seines Meisters, daß den Pflanzen nur die ernährende Seele zukomme, irgend etwas zu ändern. In ganz entstellter Form begegnet uns dieselbe Erzählung bei Plinius (Hist. natur. XIII, 10, 65) wieder, und den Bericht eines Apollodorus über eine Aeschynomene, deren Name das Staunen über diese sonst an den Pflanzen ungewohnte Erscheinung deutlich ausdrückt, hat er (l. c. XXIV, 17, 167) an das Ende einer Sammlung absonderlichster Zaubermittel, der Chirocmata, gesetzt und dadurch seinem Unglauben Ausdruck verliehen.

In der Folgezeit gehen die spärlichen Kenntnisse von den stoßreizbaren Pflanzen ganz verloren, und da diese auffälligste Art pflanzlicher Reizbewegungen nicht bekannt war, ist es verständlich, daß das Dogma, die Pflanzen entbehrten der Empfindung, unbeschränkte Geltung behielt.

Um so größer war das Staunen, als die Entdecker im Anfange des 16. Jahrhunderts nach Europa neue Kunde von solchen Gewächsen brachten, zuerst von *Biophytum*arten aus Indien, sehr bald auch von Mimosen aus Amerika; und besonders diese erwarben sich bald eine Art von Popularität, die sich in ihren Benennungen, im sprichwörtlichen Gebrauche und in bildender und redender Kunst deutlich zu erkennen gibt.

In der Wissenschaft war aber noch mancher Kampf gegen das „planta est corpus vivum non sentiens" zu führen. Dies zeigt sich einmal in den verschiedenen Erklärungsversuchen, die Bewegungen rein mechanisch zustande kommen zu lassen, deren letzter, auf dem Wege über Brückes klassische Untersuchungen (1848) entstanden, derjenige Hofmeisters ist, der (1867) diese Bewegungen von den sonstigen pflanzlichen Bewegungen

getrennt behandelt, da sie ja nur durch die verschiedenen Quellungszustände der Zellwände bedingt seien. Andererseits zeigt sich dieser Kampf in den Erörterungen über die Frage, ob den Pflanzen Irritabilität (wie dem Muskel) oder auch Sensibilität (wie dem Nerven) zukomme, worauf die Antwort, z. B. bei de Candolle in seiner Pflanzenphysiologie, lautete, den Pflanzen käme „Excitabilität" zu, nur um die Trennung von den Tieren zu betonen.

Diese Frage ist für uns jetzt kein Problem mehr. Speziell bei *Mimosa* hat Sachs (1863) durch seine Untersuchungen über die vorübergehenden Starrezustände gezeigt, daß die Reizbarkeit der Sinnpflanze eine ihrer Lebenserscheinungen ist und wie die anderen durch die Außenbedingungen beeinflußt wird.

Und seit Pfeffers Untersuchungen (1873, 1875, 1877) ist die Mitwirkung des Protoplasten außer Frage gestellt. Seit der Zeit ist diese Erscheinung der allgemein reizphysiologischen Behandlung zugänglich geworden, und Pfeffer selbst hat (1885) die Art der Reize näher präzisiert, die hier in Betracht kommt.

Der wirksame Reiz ist danach „jede irgendwie in genügendem Maße erzielte Zerrung und somit jede beliebige Stoßwirkung" (Pfeffer 1885 p. 517). Pflanzen, bei denen durch solche Reize Reaktionen ausgelöst werden, sind als „stoßempfindliche" oder nach dem Vorschlage von Czapek (1898) als „seismästhetische" zu bezeichnen.

Von solchen Pflanzen sind nun die „stoßreizbaren" im engeren Sinne solche, deren Reaktionsart unter den Begriff der „Nastie" fällt, d. h. es sind „durch diffuse Reize, vermöge der physiologischen Dorsiventralität erzeugte Krümmungen" (Pfeffer 1904 p. 83), oder, anders ausgedrückt, die Richtung der Bewegung ist von der Richtung des Reizes unabhängig und nur durch den Bau des Organs bestimmt.

Der Grund dafür, daß diese schon so oft behandelten Erscheinungen aufs neue untersucht werden sollten, war die Frage, wodurch die Größe der Reaktion bestimmt werde, wie es zu erklären sei, daß bei *Mimosa*, abweichend von den sonstigen stoßreizbaren („seismonastisch reagierenden") Pflanzen, wie z. B. den *Oxalidaceen*, ein überhaupt wirksamer Reiz die volle Bewegungsgröße auslöse, und wann auch hier submaximale Auslösungen möglich seien.

Daneben handelte es sich im Zusammenhange allgemein um die Frage, wie wiederholte Reize wirkten, inwiefern durch wiederholte Reizungen die Innenbedingungen verändert würden.

Die hauptsächlich zur Entscheidung dieser Fragen unternommenen Untersuchungen lieferten aber noch sonst einiges Material zur genaueren Einzelkenntnis des äußeren Bildes des Reaktionsverlaufes, worüber bis jetzt in erster Linie die Untersuchungen von Bert (1866 und 1870) für *Mimosa pudica* Anhaltspunkte gaben.

Nicht berührt wurden die Fragen nach dem Wesen der Reizleitungsvorgänge bei *Mimosa* und *Biophytum*, ferner nicht die Fragen nach der

Mechanik der Bewegung, und schließlich mußte ich es mir auch versagen, das noch so ungeklärte und so sehr interessante Problem des Nutzens und der phylogenetischen Entstehung dieser Erscheinungen zu berühren.

Die folgenden Untersuchungen wurden auf den Vorschlag des Herrn Geheimrat Pfeffer im Botanischen Laboratorium der Universität Leipzig am Ende des Winter-Semesters 1904/05 begonnen und in den Sommer-Semestern 1905 und 1906 fortgesetzt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen den Herren, die mir mit Rat und Tat zur Hand gegangen sind, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. In erster Linie fühle ich mich Herrn Geheimrat Pfeffer für sein stets bewiesenes Wohlwollen, sein Interesse und seine bereitwillige Hilfe zu wärmstem Danke verpflichtet, auch danke ich den Herren Dr. Miehe und Dr. Nathansohn für vielfache Anregung und Unterstützung.

Ich bringe zunächst die Versuchsergebnisse, nach den einzelnen Pflanzen geordnet, und werde daran eine Diskussion anschließen.

II. Versuchsergebnisse.

In diesem Teile werde ich versuchen, die beobachteten Tatsachen zu geben, ohne vorerst auf die theoretische Deutung näher einzugehen.

a) Versuche an *Mimosa*.

1. Allgemeines über die Reaktion.

Ich untersuchte die beiden Arten *Mimosa pudica* und *M. Speggazzinii*[1]. Bei beiden wendete ich mein Augenmerk in erster Linie auf die Gelenke an der Basis des primären Blattstieles. Die Reaktion, die von den Blättchen ausgeführt wird, habe ich nur gelegentlich beobachtet, eigentliche Experimente stellte ich hier jedoch nicht an, die Bewegungen schließlich, die durch die Gelenkpolster am Grunde der sekundären Blattstiele ausgeführt werden, habe ich überhaupt nicht weiter verfolgt.

Wie wir seit Pfeffers (1873) und Brückes (1848) Untersuchungen wissen, besteht die Reaktion des primären Gelenkwulstes darin, daß nach einem Stoßreiz von genügender Intensität, der also, wie der übliche physiologische Ausdruck lautet, über der Schwelle liegt, die untere Gewebehälfte erschlafft. Dadurch wird infolge des Zusammenwirkens der Gewebespannung, der Expansionskraft der oberen Hälfte und des Gewichtes des Blattes das Polster zu einem Kreisbogen eingekrümmt oder, wie es in der Regel der Fall ist, die schon vorher bestehende Einkrümmung wird verstärkt.

Ein Maß für die Stärke der Reaktion liegt in der Veränderung des zu dem Kreisbogen gehörigen Zentriwinkels. Wir können sie verfolgen, wenn

---

[1]) Die Namen der Pflanzen gebe ich im folgenden immer so, wie sie im Leipziger Botanischen Garten bezeichnet sind.

wir den Winkel messen, den die neue Stellung des primären Blattstieles mit der früheren bildet. (Vgl. hierüber die Darlegungen Brückes 1848 p. 453 Anm.)

Wie die meisten pflanzlichen und tierischen Reizreaktionen tritt auch diese nicht sofort nach der Einwirkung des Reizes ein, sondern es verstreicht eine gewisse Zeit, die, wie beim Muskel, auch hier als „Latenz“ bezeichnet sein möge.

Die mit der Einkrümmung des Gelenkes verbundene Abwärtsbewegung des Blattstieles möchte ich als den „Abstieg“ bezeichnen, seine Größe als die „Amplitude“ der Bewegung.

Nachdem der tiefste Punkt der Bewegung erreicht ist, beginnt, ohne daß dieses Stadium durch eine Ruhepause abgeschlossen würde, unmittelbar der zweite Teil der Reaktion, der in einer allmählichen Geradstreckung des Polsters besteht und infolgedessen durch eine Hebung des Blattes sichtbar wird; ich möchte ihn als den „Aufstieg“ bezeichnen.

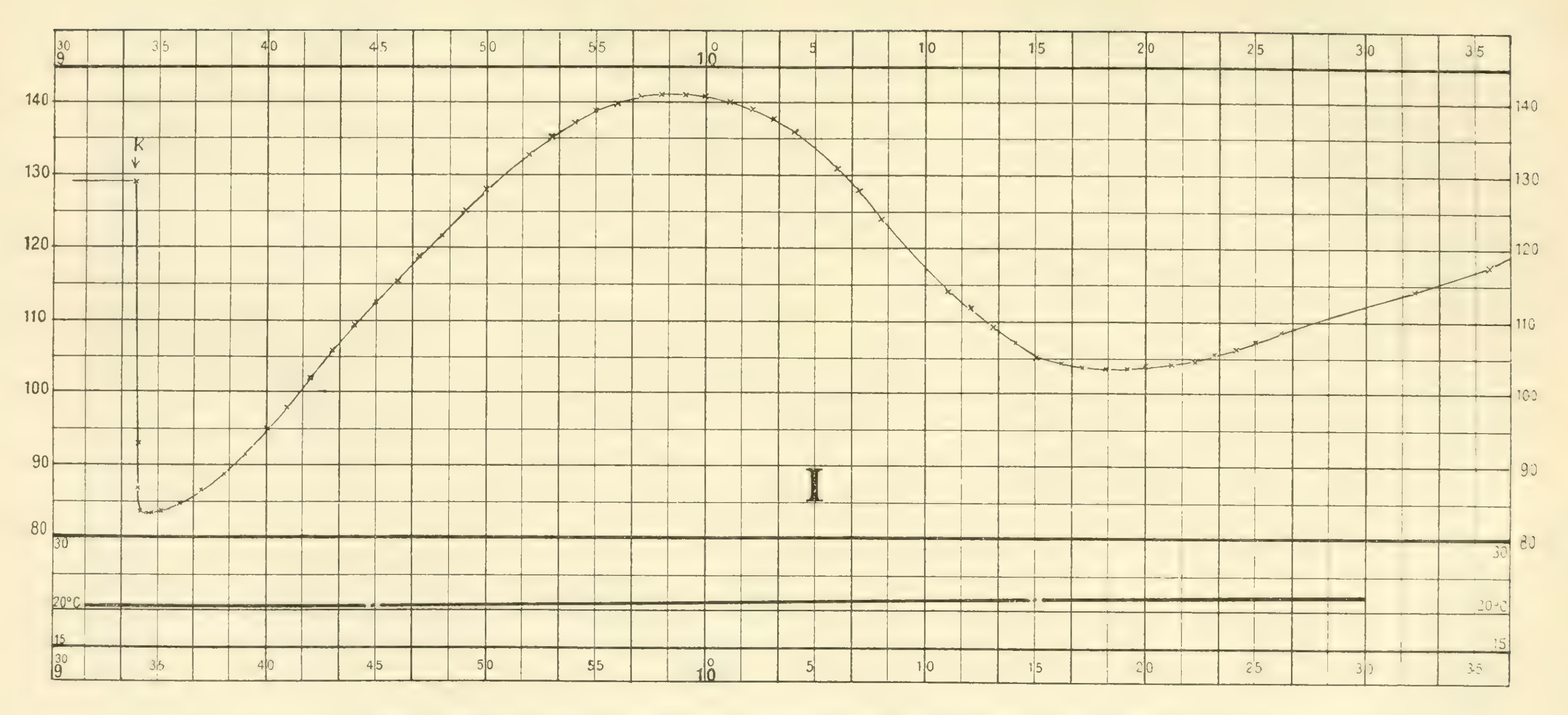
Dies zeigt uns alles die Kurve I (p. 311). Wir sehen um 9 Uhr 34′ den Abstieg einsetzen, um $9^{h}34'\,30''$ ist der tiefste Punkt erreicht, darauf beginnt der Aufstieg. Wir sehen aber, daß die Bewegung nicht aufhört, als um 9 Uhr 51′ die Ausgangslage wieder erreicht ist, sondern weiter fortgesetzt wird, um $9^{h}58'$ bis $9^{h}59'$ einen Höhepunkt zu erreichen, worauf die Bewegung, abermals über die Ruhelage hinausgehend, bis $10^{h}\,9'$ fortgesetzt wird, um wieder anzusteigen. Es finden also hier „Oszillationen“ statt.

Der Abstieg erreicht unter den normalen Versuchsbedingungen (Temperaturen zwischen 20° und 25° C.) bei *M. pudica* schon in der zweiten, bei *M. Speggazzinii* spätestens in der dritten und vierten Sekunde sein Maximum an Geschwindigkeit, darauf setzt sich die Bewegung mit abnehmender Geschwindigkeit, bis ungefähr in die 30. Sekunde bei *M. Speggazzinii*, fort, wobei jedoch ungefähr von der achten Sekunde an nur wenige Grade durchlaufen werden. Bei *M. pudica* hat Bert (1870 p. 81 ff.) an horizontal liegenden Exemplaren die Bewegung mittels des Mareyschen Myographions registriert und fand, daß der tiefste Punkt nach vier bis sieben Sekunden (l. c. p. 82 Kurve) erreicht wurde. Doch fand ich nur ausnahmsweise so schnelle Bewegungen. Meistens wurde auch hier um die 30. Sekunde der tiefste Punkt erreicht. Von der sechsten oder achten Sekunde an betrug jedoch die Senkung nur noch wenige Grade.

Bei *M. Speggazzinii* geht die Bewegung meist mit geringerer Amplitude als bei *M. pudica* vor sich, der Aufstieg erfolgt auch weniger schnell, und die Oszillationen, die bei *M. pudica* meistens auch längst nicht so bedeutend sind, wie die in Kurve I dargestellten, fallen hier gewöhnlich ganz weg oder betragen nur wenige Grade.

2. Methodik der Versuche.

Als Versuchsmaterial dienten eingetopfte Exemplare der beiden Mimosenarten, bei *M. pudica* aus Samen, bei *M. Speggazzinii* aus Stecklingen erzogene von 15 bis 20 cm Höhe, die meist noch unverzweigt waren.



Kurve I. *Mimosa pudica,* Verlauf der Bewegung nach Reizung des primären Gelenkes.
(Die Abszissen bedeuten die Zeit, jede Minute = 3 mm; die Ordinaten geben die Winkelablesungen am Gradbogen.)

Ort der Untersuchungen war das an das Laboratoriumsgebäude nach Süden zu angebaute Glashaus.

Daß dieser Raum gewählt wurde, brachte manche Nachteile und Fehlerquellen mit sich. An sonnigen Tagen wechselte die Temperatur ziemlich stark. Die Sonnenstrahlung erwärmte die Luft im Glashause beträchtlich, sehr häufig über die draußen herrschende Lufttemperatur, in den Nächten trat dann oft ein starker Temperaturabfall ein. Um die Einflüsse der wechselnden Temperatur wenigstens kontrollieren zu können, wurde in meist viertelstündigen Zwischenräumen die Temperatur an in Fünftelgrade geteilten Thermometern abgelesen. Um die Temperaturschwankungen zu reduzieren, wurde das Glasdach mit Lattenrouleaux überdeckt, die Arbeitsplätze speziell noch durch Leinwandschirme geschützt, und durch Öffnen und Schließen der Luftklappen versucht, die Temperatur etwas zu regulieren. So wurde erreicht, daß die Temperaturschwankungen während einer Stunde selten mehr als 1 oder 2° betrugen. An trüben Tagen war die Temperatur weit konstanter, sie schwankte dann oft während mehrerer Stunden kaum um einen Grad.

Mit der Temperatur wechselte natürlich auch die relative Feuchtigkeit der Luft. Beobachtete Extreme überhaupt sind 88% und 41%, doch wurde durch Begießen des Bodens dafür gesorgt, daß die Feuchtigkeit meistens nur zwischen 50% und 70% schwankte.

Die vorhin erwähnten Rouleaux und Leinwandschirme hatten außer dem Zweck, die Wärmestrahlung der Sonne zu mildern, auch den, die Lichtintensität zu dämpfen, dadurch störende heliotropische Torsionen auszuschließen und gleichzeitig die Lichtschwankungen zu verringern und photonastische Bewegungen zu reduzieren.

Die Reizung geschah auf zwei Arten. Die erste, die ich als die mechanische bezeichne, wurde teils durch leichte, streifende Berührung der Unterseite des Gelenkes mittels einer in einen Holzgriff gefaßten Nähnadel (dies wurde in den Versuchsprotokollen als K bezeichnet), teils aber auch dadurch bewirkt, daß ein Schlag auf das Blatt mit einem Holzstäbchen ausgeführt wurde (mit S bezeichnet).

Die zweite Reizungsmethode war die mittels elektrischer Ströme. Wie Kabsch (1861b), Hofmeister (1867), Pfeffer (1885) bei der gleichen Pflanze und Burdon-Sanderson (1877) bei *Dionaea*, benutzte ich als Stromquelle ein Schlitteninduktorium, das von einem Akkumulator gespeist wurde.

Dies liefert einmal die genügende schnelle Spannungsschwankung, um in dem hohen Widerstande des Pflanzengewebes[1]) die nötige Schwankung

[1]) Bei meiner Versuchsanstellung war der Widerstand für die vom Strom durchflossene Strecke, die ca. 1 bis 2 cm lang war, von einer Größe von der Ordnung 10^5-10^6 Ohm. Diese und die folgenden elektrischen Messungen nahm ich im physikalischen Institut der Universität Leipzig vor, dessen Direktor, Herrn Prof. Wiener, ich für die gütige Erlaubnis auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

der Stromdichte herzustellen, und bietet außerdem die Möglichkeit, die Stärke des Reizes bequem abzustufen. Das von mir benutzte Induktorium war an der Seite mit einer Skala versehen, die in halbe Zentimeter geteilt war, so daß bei der Stellung Null die Rollen übereinander geschoben waren, bei der Stellung 25 die sekundäre mit ihrem hinteren Rande den vorderen der primären berührte.

Die Potentialschwankung war, wie eine Eichung mit dem ballistischen Galvanometer zeigte, bei der Stellung 0 15,5 mal so groß wie bei der Stellung 25.

Gereizt wurde meist mit dem Öffnungsstoß, der sich als weit stärker wirksam erwies als der Schließungsstoß [1]).

Es wurde auch mit dem Selbstunterbrecher gearbeitet, der, nach dem Prinzip des Wagnerschen Hammers konstruiert, am Induktorium angebracht war. Doch war die Konstruktion recht unzweckmäßig, da die übermäßige Größe der zu bewegenden Massen den Unterbrecher unregelmäßig arbeiten ließ.

Als Stromschlüssel diente ein trockener Schalthebel.

Daß Induktionsströme benutzt wurden, hatte außerdem den Vorteil, daß metallische Elektroden angewandt werden konnten, da infolge der Gleichheit der Strommengen des Öffnungs- und Schließungsstoßes Polarisation nicht eintritt und der umständliche Apparat der unpolarisierbaren Elektroden also wegfällt.

Anfangs benutzte ich als Elektroden, wie Burdon-Sanderson (1877) bei *Dionaea*, Stahlnadeln, die in das Gewebe hineingestochen wurden: eine unter der Basis des Gelenkpolsters in den Stamm, eine in den primären Blattstiel. Später aber benutzte ich Stückchen Platindraht, die in das mit einer feinen Nadel vorgebohrte Loch hineingesteckt wurden, da sich am Eisen bald dicke Krusten eines roten Salzes, besonders bei *M. pudica* [2]), bildeten. Außerdem war die Belastung durch die Platindrähte weit geringer.

Als Elektrodenhalter dienten Galgen, die in der Weise hergestellt waren, daß rechtwinklig gebogene Glasröhren von ca. ½ cm innerem Durchmesser und 6—8 cm Schenkellänge mit einem Schenkel über einen Blumenstock geschoben und mit Siegellack befestigt wurden. Der Blumenstock diente dazu, die Galgen in die Erde des Blumentopfes zu stecken, der die zu untersuchende Pflanze enthielt. Um den horizontalen Schenkel war blanker Kupferdraht in wenigen Windungen gelegt und Lametta vielfach herumgeschlungen. Über den Scheitel des rechten Winkels ragte der Kupferdraht hinaus, so daß hier die Endklemmen der Zuleitungsschnüre vom Induktorium her angelegt werden konnten. Die Lametta war nach Bedarf mehr oder weniger weit abzuwickeln und wurde an das ösenförmig gebogene Ende der Elektroden angeknotet.

---

[1]) Vgl. hierüber die ausführlichen Darlegungen bei Hermann (1905 p. 76 ff.), ferner Pfeffer (1904 p. 536) und Biedermann (1895 p. 547).

[2]) Vgl. hierüber auch Haberlandt (1890 p. 17—19).

Infolge des geringen Gewichtes der Lametta wurde das Blatt nicht wesentlich belastet. Elektrode + der zu tragenden Länge des Lamettastreifens bewirkten im ungünstigsten Falle keine größere Belastung des primären Blattstieles, als wenn in 1 cm Entfernung vom Stamm 0,04 g angehängt worden wären, also eine minimale Vergrößerung des statischen Momentes.

Schädigungen, die durch diese Verwundung oder durch die nachfolgende elektrische Reizung verursacht worden waren, wurden besonders bei *M. pudica* beobachtet. *M. Speggazzinii* erwies sich hingegen als recht unempfindlich. So zeigte im Juli 1906 eine Pflanze bei achttägiger Untersuchung keinen bemerkbaren Unterschied am Schluß dieser Zeit gegenüber dem Anfange. Die elektrische Reizung schien die Schädigungen in erster Linie hervorzurufen.

Jede zu untersuchende Pflanze wurde mit zwei solchen Galgen ausgestattet. So bildete sie ein einheitliches Ganzes, was z. B. bei Bestimmungen der Biegungsfestigkeit, die nach der von Brücke (1848 p. 440) angegebenen Methode[1]) vorgenommen wurde, von Vorteil war, da diese Messungen so auch bei dauernder Reizung vorgenommen werden konnten.

Ein weiterer großer Vorteil der elektrischen Reizung besteht darin, daß man mit ihrer Hilfe auch unter Glasglocken usw. Reize applizieren kann, wo der mechanischen Reizung große Schwierigkeiten entgegenstehen würden.

Leider habe ich erst in der letzten Zeit meiner Versuche die Schwierigkeiten überwunden, die mir anfänglich eine geeignete Stromzuleitung z. B. in eine Glasglocke machte, und habe sie daher nur bei Narkoseversuchen angewendet.

Es handelte sich nämlich darum, die Drähte gasdicht einzuführen und die Glasglocke jederzeit abheben zu können, ohne die Pflanze zu erschüttern, und beim Wiederdarüberstülpen der Glocke sofort den Kontakt herzustellen. Zu dem Ende wurde die mit zwei Galgen montierte Pflanze zunächst durch zwei isolierte Kupferdrähte leitend mit zwei Quecksilbernäpfen verbunden, die natürlich, um ein Verdampfen des Quecksilbers möglichst auszuschließen, mit einer Flüssigkeit überschichtet sein mußten. Ferner wurden zwei Drähte in die Glocke von außen eingeführt (ich führte sie durch den Korkstopfen ein, der den Tubulus verschloß, an der Wand hinunter und hielt sie durch einen federnden, isolierten Drahtbügel in ihrer Lage fest) und so im Innern geleitet, daß ihre Enden in die Quecksilbernäpfe tauchen konnten, wenn die Glocke darüber gestülpt wurde. Da der abgeschliffene Rand der Glocke auf eine abgeschliffene Glasplatte gestellt wurde, konnte auch hier für Dichtung gesorgt werden.

---

[1]) Sie besteht bekanntlich darin, daß die Winkel gemessen werden, die der primäre Blattstiel einmal bei normaler Stellung, dann in inverser Stellung mit dem Stamme bildet, wobei der Blattstiel beide Male horizontal steht. Die Differenz der beiden Ablesungen gibt ein Maß für die Biegungsfestigkeit des Gelenkes.

Die Ablesung der Bewegung geschah anfangs meist in der Weise, daß die Pflanze vor ein Koordinatenpapier gestellt wurde, über zwei feste Punkte anvisiert und die Stellung irgend eines markanten Punktes des bewegten Organes, hier also des Blattstieles, nach den Koordinaten aufgezeichnet wurde. Diese Methode wurde später nur selten, hauptsächlich hin und wieder bei *Oxalis* angewandt.

Statt dessen wurde meistens die Bewegung des primären Blattstieles an einem Gradbogen verfolgt. Es wurden zwei Arten von solchen benutzt, kleine von 4 cm und große von 8 oder 10 cm Radius. Die kleinen wurden besonders bei *M. pudica* angewandt, wo der Blattstiel selber den Zeiger bildete, die großen bei *M. Spegazzinii*. Hier diente dann als Index eine Glaskapillare, die, mittels Bastschleifchen am primären Blattstiel befestigt, dessen Verlängerung bildete.

Die Belastung des Blattes war gering, denn das Gewicht einer 10 cm langen Kapillare betrug nur ungefähr 0,05 g, d. h. die Belastung durch sie entsprach einem in 1 cm Entfernung vom Stamm ans Blatt angehängten Gewicht von 0,25 g.

Die durch die Armierung und Elektroden bewirkte Belastung betrug also höchstens 0,3 g in 1 cm Entfernung, also eine recht unbedeutende Größe gegenüber den von Schilling (1895) angewandten Belastungen, bei denen Schilling trotz vierfacher Vergrößerung des statischen Momentes (l. c. p. 425) die gleiche Reaktion wie sonst erhalten zu haben angibt.

So konnte die Bewegung deutlich verfolgt werden.

Ein absolutes Maß für die Größe der Einkrümmung des Gelenkes wurde so natürlich nicht erhalten. Denn das freie Ende des Polsters beschreibt nicht einen Kreisbogen, sondern eine Spirale[1]), und der Blattstiel, den wir der Einfachheit halber als die Tangente am Ende des entstehenden Kreisbogens betrachten wollen (obwohl er meistens auf der Endfläche des Polsters schief inseriert ist), steht auf dieser Spirale anfangs normal, um bei der Einkrümmung von 180° einen Winkel von 45° mit der Kurve zu bilden.

Auf dem Gradbogen würde aber nur die Stellung einer zu einem Kreisbogen normalen Geraden genau abgelesen werden können.

Wie die in der Anmerkung[2]) beigefügte Tabelle zeigt, werden aber innerhalb der in Betracht kommenden Einkrümmungsgrößen von 0° bis 180° die Ungenauigkeiten der Winkelangaben so klein, wenn der Mittelpunkt des

---

[1]) Eine Kochleoide von der auf Polarkoordinaten bezogenen Gleichung $r = a \frac{\sin \frac{1}{2} \varphi}{\frac{1}{2} \varphi}$, worin a die Länge des Gelenkes, φ den Öffnungswinkel des entstehenden Kreisbogens bedeutet.

[2]) Die Tabelle wurde durch Konstruktion auf Grund einer Berechnung ermittelt. In φ ist die Einkrümmung des Gelenkes angegeben, in b die Angabe am großen Bogen (Radius 10 cm) bei einer Gelenklänge von 3 mm, in c die Angaben am kleinen Bogen (Radius 4 cm) bei einer Gelenklänge von 6 mm. Vorausgesetzt wird, daß

Kreises auf die Mitte des ungefähr zu 90° eingekrümmten Polsters eingestellt wird, daß sie am großen Kreisbogen neben den Ablesungsfehlern vernachläßigt werden können und am kleinen nur wenig ins Gewicht fallen.

Daher wurde auch von der von Brücke (1848 p. 453 Anm.) angegebenen Konstruktionsmethode abgesehen, deren Gewinn in keinem Verhältnis zu der Umständlichkeit ihrer Ausführung gestanden hätte.

3. Bestimmung der Reizschwelle.

Die bequeme Abstufung der Reizgrößen, die die Benutzung des Schlitteninduktoriums ermöglichte, bewirkte, daß die Reizschwelle der untersuchten Pflanzen festgestellt werden konnte. Es handelte sich dabei immer um relative Werte, die einen Vergleich zwischen zwei verschiedenen Zuständen des Versuchsobjektes gestatteten. Zwischen zwei Pflanzen war dagegen aus verschiedenen Gründen eine solche Vergleichung der gefundenen Werte nicht statthaft. Der elektrische Widerstand der Pflanzen war verschieden nach den verschiedenen Entfernungen der beiden Elektroden von einander und nach dem Querschnitt des durchströmten Gewebes. Da als reizend nach dem Dubois-Reymondschen Satze, den wir vom Muskel zweifellos hierher übertragen können, die Schwankungen der Stromdichte anzusehen sind, muß der verschiedene Querschnitt des in den Strom eingeschalteten Gewebes, selbst bei gleichem Widerstand, doch eine verschieden große Dichteschwankung bedingen.

Die Reizgröße, die gerade genügend ist, um eine Reaktion auszulösen, ist nach meinen Messungen im physikalischen Institut ungefähr von der Größenordnung einer Schwankung der Stromdichte um 10^{-7} — 10^{-8} Coulomb auf den Quadratmillimeter im Zeitteilchen, das der Öffnungsstoß erfordert.

Die Reizschwelle wurde in der Weise bestimmt, daß von einer unter der Schwelle liegenden Reizgröße aus allmählich der Reiz gesteigert wurde. Dabei lag zwischen den einzelnen Stufen der Reizung ein Zeitraum von mindestens 1½, meistens von 2½ bis 5 Minuten, aus Gründen, die ich im Abschnitt über die Wirkung wiederholter Reize unter δ (p. 333 f.) auseinandersetzen werde.

Auf jeder Reizstufe wurde der Reiz nicht nur einmal, sondern in einer Wiederholung in bestimmtem Rhythmus angewandt.

---

bei völliger Geradstreckung des Polsters der Blattstiel vertikal steht. Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist die Einteilung der Gradbögen derart, daß 180 oben und 0 unten ist.

φ		b	c
0°	über	180°	181°
30°	„	150°	148°
60°	„	120°	121°
90°	unter	91°	91°
120°	„	61°	62°
150°	„	31°	33°
180°		1°	4°

Dieses gestattete die Reizschwelle mit größerer Annäherung zu bestimmen, als wenn nur Einzelreize angewandt wurden.

Es zeigte sich nämlich, daß Reize, die sehr dicht unter der Schwelle lagen, wirksam wurden, wenn sie in Wiederholung angewendet wurden. Dabei wurde eine solche „Summation" selbst dann beobachtet, wenn zwischen den einzelnen Reizen fünf Sekunden lagen. Natürlich ist hier der Einwand zu erheben, daß diese Erscheinung dadurch hervorgerufen worden sei, daß die Stärke der einzelnen Reize nicht gleichmäßig gewesen sei, z. B. könnte der wirksame Reiz stärker als die vorhergehenden gewesen sein und damit erst über die Schwelle getreten sein, während die vorherigen alle darunter geblieben wären. Dies könnte z. B. durch verschieden guten Kontakt oder durch verschieden geschwindes Unterbrechen des Stromes verursacht worden sein.

Der verschieden gute Kontakt könnte verschieden große Stromstärken in der Primärspule bedingen; da aber der Schalthebel stets in gleicher Weise bewegt wurde und die beiden Metallflächen stets aneinander gepreßt waren, dürfte dieser Umstand von geringer Bedeutung sein.

Das verschieden geschwinde Unterbrechen des Stromes würde verschieden schnelle Stromstärkenänderung in der primären Rolle hervorbringen können. Nun ist aber zu bedenken, daß der Grund dafür, daß der Öffnungsstoß so viel schneller verläuft als der Schließungsstoß, darin liegt, daß der in der primären Spule entstehende Extrastrom das Verschwinden des Stromes beschleunigt. Da dieser Extrastrom jedoch infolge der ungeändert bleibenden Selbstinduktion sehr viel weniger variiert als die Unterbrechungsgeschwindigkeit des Schalthebels, wird die Geschwindigkeit der Stromschwankung wohl als ungeändert angesehen werden dürfen.

Am ballistischen Galvanometer ließ sich kein Unterschied konstatieren, doch wird hier nur das Integral der Stromschwankung, nicht aber die Zeit gemessen, und damit ist über physiologische Gleich- und Ungleichwertigkeit natürlich nichts gesagt.

Wenn wir aber annehmen, wie wir wohl dürfen, daß die Beobachtungen nicht auf einem derartigen Fehler beruhen, so ergibt sich aus ihnen weiter folgendes:

Ob die schon erwähnten fünf Sekunden die obere Grenze des Zeitintervalls sind, innerhalb dessen eine solche Summierung stattfinden kann, vermag ich nicht zu sagen; dieses Intervall ist nur das größte, das ich benutzte.

Folgen die Einzelreize schneller aufeinander, so tritt die Reaktionsauslösung schon nach wenigen Reizstößen auf. Darauf beruht auch die kräftigere Wirkung der Reizung bei Anwendung des Selbstunterbrechers, z. B. im folgenden Falle:

Versuch 1.

M. Speggazzinii. Temperatur 14,2° bei bedecktem Himmel. Um 11ʰ 2′ mit drei Öffnungsstößen bei der Stellung 20 der sekundären

Rolle mit vier Sekunden Intervall, um $11^h 4'$ mit 15 Stößen bei der Stellung 19[1]) vergeblich gereizt. Darauf:

Zeit	Reizgröße	Stellung vor der Reizung	Stellung nach der Reizung
$11^h 7'$	15 × 18	94°	94°
$11^h 11'$	18 d[2]), kaum 1 Sek.	94°	59°[3])

Innerhalb der knappen Sekunde sind weit weniger Stromstöße durch das reizbare Gewebe geschickt worden (wohl nur 6 bis 10) als vorher in der Minute. Wir haben also eine Erscheinung vor uns, die der von Richet (1879) am Krebsscherenschließmuskel beobachteten und (l. c. p. 548 f.) als „addition latente" bezeichneten Erscheinung analog wäre und auch der in den Lehrbüchern der Physiologie zitierten Fickschen Beobachtung, daß „an und für sich unwirksame Reize wirksam werden, wenn sie nur in genügend schnellem Rhythmus wiederholt werden" (so Tigerstedt 1905 p. 24), entspräche.

Es ist hierbei noch zu beachten, daß die Reizgröße, die schon bei einmaliger Anwendung reizend wirkt, nur außerordentlich wenig höher liegt als die Reizgröße, die erst bei der Wiederholung wirksam ist.

Der Anwendung der elektrischen Reizung zur Reizschwellenbestimmung setzten sich aber Hindernisse darin entgegen, daß von einer gewissen Stärke an die Stromstöße auf das Leben der Gewebe schädigend wirken.

Besonders war *M. pudica* dafür sehr empfindlich. *M. Speggazzinii* erwies sich auch hier als widerstandsfähiger und besser zu gebrauchen.

4. Die Latenzzeit.

Nach erfolgter Reizung tritt die Reaktion nicht momentan, sondern erst nach Ablauf einer gewissen Zeit, der Latenzzeit, auf. Meistens ist sie, wie Pfeffer (1904 p. 441) auch angibt, kleiner als eine Sekunde, sowohl bei *M. pudica* wie bei *M. Speggazzinii.* Jedoch kann sie unter gewissen Umständen weit größere Werte annehmen.

Da ich aber die Latenzzeit in gelegentlichen Beobachtungen (d. h. freilich bei jeder Beobachtung, wo sie merkbar wurde), maß, nicht aber besondere Versuche zur Entscheidung der Frage nach den bestimmenden Faktoren anstellte, kann ich mehr als den Versuch, die beobachteten Tatsachen zusammenzufassen, hier nicht geben.

Die größte beobachtete Latenz betrug $9^1/_2$ Sekunden. Und zwar beobachtete ich sie an einer *M. Speggazzinii*, die den fünften Tag im Ver-

[1]) Geschrieben: 15 × 19, 4 Sek. Int.

[2]) „18 d, kaum 1 Sekunde" heißt: Anwendung des Selbstunterbrechers bei der Stellung 18, kaum 1 Sekunde hindurch.

[3]) Gemessen um 11 Uhr 11 Minuten 30 Sekunden.

suchsraume stand. An dem in Betracht kommenden Tage war die Reaktion träger, als nach der Temperatur (24—25° C.) erwartet werden durfte, am folgenden Tage betrug die Amplitude der Reaktion nur noch 3°. Die Pflanze hatte ein schlechtes Aussehen und war bei der Bestimmung der Schwelle stark ohne Erfolg gereizt worden.

Latenzen von vier Sekunden kamen häufiger vor. Ihre Größe scheint nur von den inneren Bedingungen der Pflanze, nicht aber von der Stärke des Reizes abzuhängen. Das zeigt z. B. folgender Versuch:

Versuch 2.

M. Speggazzinii. Temperatur $10^h 50'$ 13,8°, $11^h 20'$ 14°, $11^h 45'$ 14,3°. Zwei Tage vorher zu einem Narkoseversuch benutzt, die Nacht war sehr kühl gewesen, die Pflanze sah geschädigt aus, bei vorangegangenen Reizungen hatte sie noch keine deutliche Latenz gezeigt.

Zeit	Stellung	Reizstärke	Bewegung bis	Latenz
$10^h 55'$	101°	3 × 20,5 d, 4 Sek. Int., jedesmal 1 Sekunde	90°	—
$11^h 17'$	95°	3 × 19 d	86°	2 Sek.
$11^h 33'$	90°	1 × 19 d	83°	2 „
$11^h 49'$	92°	?	84°	4 „

Die Vergrößerung der Latenzzeit stellte sich besonders bei Pflanzen ein, die längere Zeit im Versuchsraume bei niedrigen Temperaturen gestanden hatten und häufig und stark gereizt worden waren. Auch bei Narkoseversuchen wurde Vergrößerung der Latenzzeit bemerkt.

5. Die Reaktion.

Die Bedeutung der verschiedenen Einflüsse für den Ablauf der Reaktion teile ich nach den inneren und äußeren Bedingungen. An sich kommen ja die Bedingungen überhaupt nur soweit in Frage, als sie Veränderungen des inneren Zustandes des Organismus sind. Doch hat diese Trennung in die Abschnitte über den Einfluß äußerer und innerer Bedingungen den besonderen Grund, daß die Beobachtungen über den Einfluß äußerer Umstände mehr gelegentlicher Natur sind (abgesehen von den Narkoseversuchen), diejenigen betreffs der Wirkung der Innenbedingungen aber, besonders betreffs der Wirkung wiederholter Reize, das eigentliche Ziel der Untersuchungen an *Mimosa* darstellen.

aa) Einfluß äußerer Bedingungen.

Da ich über den Einfluß der Beleuchtungsintensität und von Luft- und Bodenfeuchtigkeit nur sehr spärliche Beobachtungen machte, beschränke ich mich darauf, auf den Einfluß der Temperatur etwas näher einzugehen.

Exakte Angaben zu machen, ermöglichte mir meine Versuchsanstellung nicht. Denn da die Temperatur nur selten annähernd konstant war, meist aber sank oder stieg, war der Zustand der Versuchsobjekte nicht der der jeweils am Thermometer abgelesenen Temperatur entsprechende, sondern durch die vorhergehende Temperaturkurve mit bestimmt, ein Einfluß, der, wie Bach (1907 p. 120) bei der Untersuchung der geotropischen Reizvorgänge gezeigt hat, nicht vernachlässigt werden darf.

Der Einfluß der Temperatur zeigt sich nun in drei Beziehungen:

α) Die Reizschwelle liegt nahe dem Temperaturminimum (vgl. β) nicht besonders hoch und fällt mit steigender Temperatur. Ob den Beobachtungen, daß oberhalb 26° C. die Reizschwelle wieder steigt, wie mehrere Versuche aus der letzten Hälfte des Juli 1906 zu zeigen scheinen, ein Gewicht beizulegen ist, ist mir zweifelhaft, da die untersuchten Pflanzen auch Schädigungen darin zeigten, daß die Bewegungen sehr viel langsamer und von geringerer Amplitude waren als bei anderen Exemplaren unter entsprechenden Bedingungen.

β) Auf die Amplitude und Schnelligkeit der Bewegung äußert die Temperatur ihren Einfluß derart, daß mit der steigenden Temperatur beides wächst, nachdem in der Gegend des Temperaturminimums sowohl Ausgiebigkeit wie Geschwindigkeit der Bewegungen sehr klein gewesen waren. Das Temperaturminimum liegt, wie auch Sachs (1863 p. 452) fand, in der Gegend von 15° C. für *M. pudica*; da aber die vorhergehende niedere Temperatur nachwirkte, fand ich es meistens bei 16° C. liegend. Bei *M. Speggazzinii* liegt es tiefer, ungefähr bei 13° C.

γ) Die Neigung der Bewegung, in Oszillationen abzuschließen, wird durch das Steigen der Temperatur verstärkt, oberhalb 25° C. werden sie bei *M. pudica* sehr deutlich,, und in der Nähe von 30° C. werden sie auch bei *M. Speggazzinii* bemerkbarer.

Da die höchste beobachtete Temperatur nur 33° C. betrug, habe ich den Eintritt von Wärmestarre (Sachs l. c.) nicht beobachten können.

Einfluß von Narkoticis.

Diesem Abschnitte möchte ich zunächst einige Bemerkungen vorausschicken, die die Versuchsanstellung und Fehlerquellen betreffen und die mir, obwohl gerade an *Mimosa*[1]) wiederholt Versuche angestellt worden sind, doch am Platze zu sein scheinen.

Es wurde *M. Speggazzinii* in einer Glasglocke untersucht, die Ätherdämpfe enthielt. Äther wurde gewählt, weil er am Lichte sich nicht zersetzt, wie Chloroform es unter Bildung von Salzsäure tut.

Große Schwierigkeiten macht die gute Dichtung der Glocke. Da alle Fette Äther lösen und ihn infolgedessen aus dem Gasraum in der Glocke absorbieren, sind die gewöhnlichen Dichtungsmittel, wie Luftpumpenfett und dergleichen, nicht gut zu benutzen. Es wurde daher Glyzerin genommen,

---

[1]) Vgl. die Literaturangaben bei Pfeffer (1904 p. 534 Anm. 2).

in dem Äther fast unlöslich ist, was sich auch recht gut bewährte. Leider hat es dafür die unangenehme Eigenschaft, stark hygroskopisch zu sein. Glyzerin wurde auch dazu benutzt, das Quecksilber der in den methodischen Bemerkungen erwähnten Kontaktnäpfe zu überschichten, da das sonst vorzuziehende Paraffinöl wegen seiner Ätherlöslichkeit nicht angewendet werden konnte. Die Zuleitungsdrähte hätten am besten natürlich ins Glas eingeschmolzen sein können; um aber die Glasglocken auch anderweit benutzbar zu lassen, führte ich sie durch den paraffinierten Stopfen im Tubulus ein. Ich glaubte, die Absorption des Äthers an der unteren Fläche des Stopfens deswegen unberücksichtigt lassen zu dürfen, weil angenommen werden konnte, daß die schweren Ätherdämpfe, zumal bei der langsamen Diffusion unter der Glocke, nur in sehr geringem Maße in den Tubulus gelangen würden.

Daher glaubte ich mich auch berechtigt, den Stopfen von außen mit Klebwachs zu dichten Äthergeruch habe ich außerhalb der Glocke nicht im mindesten spüren können.

Die benutzte Glocke faßte zwölf Liter; der Äther wurde in Form wäßriger Lösung darunter gebracht, und zwar in zwei flache Schalen ausgegossen.

Das Ätherwasser wurde nach Gewichtsprozenten hergestellt, freilich der schnelleren Abmessung wegen durch Volummessung, wobei die Dichte des Äthers zu 0,72 angenommen wurde.

Jedesmal wurden 100 g Lösung gebraucht.

Die Verwendung wäßriger Lösung hat den Vorteil, daß die Verluste, die durch Verdampfung des Äthers zwischen der Abmessung und der Anwendung und schließlich auch durch das Adhärieren am Meßgefäß entstehen, herabgesetzt werden.

Nun spielen, wie bei allen Giften, bei den Narkoticis[1]) die Konzentrationen im Organismus[2]) eine große Rolle.

Wir können sie angenähert berechnen, wenn wir die Löslichkeit des Narkotikums, also des Äthers, im Organismus gleich seiner Löslichkeit im Wasser setzen, wie Overton es auch bei seinen Berechnungen getan hat. (1901 p. 85 ff.).

Da zeigt sich gleich ein Faktor von äußerster Wichtigkeit, der in den früheren Beobachtungen zu wenig Beachtung gefunden hat, das ist die Temperatur. Mit ihr ändert sich nämlich der Teilungskoeffizient $\frac{\text{Wasser}}{\text{Gasraum}}$ in hohem Maße.

---

[1]) Was wir unter einem Narkotikum zu verstehen haben, ist praktisch von Fall zu Fall leichter zu entscheiden, als zu definieren. Die Meyer-Overtonsche Theorie (Overton, 1901 p. 71) hilft uns da nichts; in der Definition Koberts (1906 p. 396), Narkotikum sei ein Gift, das „allgemeine Lahmlegung der Funktionen des Protoplasmas" bewirke, ist der Begriff des Giftes abzugrenzen (vgl. Kobert 1902 p. 13), und das ist sehr schwer.

[2]) Jedenfalls nach Overton (1901 p. 25). O. redet zwar speziell von den Konzentrationen des Anästhetikums im „Blutplasma der interzellularen Lymphe und dem Imbibitionswasser der Ganglienzellen", doch ist unzweifelhaft allgemeine Gültigkeit, auch für die Pflanzen, beabsichtigt.

Die Temperatur wurde nun bei jedem Versuche messend verfolgt. Zu dem Zwecke war ein in Fünftelgrade geteiltes Celsiusthermometer mit unter die Glocke gebracht.

Wenn ich auch in der folgenden Berechnung Temperaturwerte benutze, die ich nicht beobachtet habe, so hat dies seinen Grund darin, daß mir gerade hierfür bei Overton (l. c.) Angaben [1] vorliegen, die ich brauchen kann, und im Prinzip ändert sich nichts an der Sache, wenn die Unterschiede des Teilungskoeffizienten bei den von mir beobachteten Temperaturen einen anderen absoluten Wert annehmen würden.

Nach Overton lösen sich bei 17° C. 6,7 g Äther in 100 ccm Wasser, der Dampfdruck des Äthers beträgt bei dieser Temperatur 380 mm Quecksilber. Da ein Liter Ätherdampf von 17° C. und 380 mm Druck 1,58 g wiegen muß, da nämlich ein Liter bei 0° und 760 mm 3,32 g wiegt, muß in 100 ccm mit Ätherdampf gesättigten Gasraumes bei 17° C. 0,158 g Äther enthalten sein.

Da nun eine gesättigte Ätherlösung [2] bei der gleichen Temperatur in 100 ccm 6,7 g Äther enthält, wäre der Teilungskoeffizient $\frac{\text{Wasser}}{\text{Gasraum}} = \frac{6,7}{0,158}$ $= 42,4$ für 17° C.

Bei 38° C. betragen aber die Werte: für den Äthergasdruck 850 mm und für die Löslichkeit im Wasser 5 g in 100 ccm; also enthalten 100 ccm Gasraum 0,338 g Äther, und der Teilungskoeffizient $\frac{\text{Wasser}}{\text{Gasraum}}$ beträgt $\frac{5}{0,338}$ $= 15$ bei 38° C. [3], ist also 2,8 mal so klein als bei 17° C.

Jedenfalls ergibt sich hieraus, daß bei steigender Temperatur die Tiefe der Äthernarkose trotz gleichbleibender Ätherkonzentration im Gasraum abnehmen kann.

Für eine absolute Berechnung der zur Narkose nötigen Äthermenge wäre es erforderlich, den Gehalt der Luft unter der Glocke an Äther zu kennen. Da ich jedesmal 100 g Lösung benutzte, entsprach a %igem Ätherwasser ein Gehalt von a g Äther in 12 l Luft, wenn von der Absorption abgesehen wird.

---

[1]) Daß Overtons Angaben von denen in Beilsteins Handbuch der org. Chemie etwas abweichen, berücksichtige ich hier nicht.

[2]) Wir vernachlässigen hierbei verschiedenes:

1. daß das Volum der 6,7 g Äther enthaltenden Lösung mehr als 100 ccm beträgt;
2. daß die Lösungsgeschwindigkeit des Äthers im Wasser nicht so groß ist, daß sich aus einem Ätherdampf enthaltenden Gasraume wirklich in genügend kurzer Zeit das Geichgewicht einstellte;
3. daß Overton nichts über den Druck sagt, für den seine Angaben gelten. Es wurde angenommen für Atmosphärendruck;
4. wurde nicht in Betracht gezogen, inwieweit Adsorption im Spiele ist.

[3]) Daß bei dieser Temperatur eine Doppelschicht, bestehend aus einer Lösung von Äther in Wasser und einer von Wasser in Äther, sich bildet, wurde nicht berücksichtigt.

Die bloße Angabe der Konzentration des Ätherwassers, wie sie Košanin (1905) und Hosseus (1903) geben, ist nur dann ausreichend, wenn es sich um Vergleichszahlen bei gleichem Volum der abgesperrten Luft und gleicher Temperatur handelt. Anhaltspunkte zur Berechnung der zur Narkose nötigen Äthermenge oder Vergleichspunkte für Nachversuche geben sie nicht.

Von möglichen individuellen Verschiedenheiten der untersuchten Pflanzen abgesehen, wie sie ja in der chirurgischen Narkose bekannt sind und wie Rothert (1904) sie auch bei Bakterien fand, ist noch das folgende zu berücksichtigen.

Die Atmosphäre unter der Glocke ist natürlich nicht sofort mit den Ätherdämpfen erfüllt. Da ich nun nicht, wie Košanin (1905 p. 56), die Pflanzen unter die schon seit drei bis fünf Stunden mit Ätherdämpfen gefüllte Glocke brachte, sondern den Apparat erst zusammenstellte und dann die Pflanzen ohne Äther untersuchte, um Reizschwelle, Amplitude und Geschwindigkeit der Bewegung festzustellen, und erst dann die Glocke lüftete, um das Ätherwasser in die flachen Schalen zu gießen, mußte es infolge der großen Dichte des Ätherdampfes und der nur geringen Strömungen unterhalb der Glocke einige Zeit dauern, bis die Ätherkonzentration um das untersuchte Blatt herum genügend groß war, um die erste narkotisierende Wirkung auszuüben, und die Narkose mußte sich allmählich verstärken.

Die Wirkungen der Narkose zeigten sich nun zunächst in einer Erhöhung der Reizschwelle.

Versuch 3.

M. Speggazzinii. Unter der Glasglocke. 31. 7. 06. Sonnenschein. Temperatur: 9h 40′ 22,9°, 10h 40′ 24,6°, 11h 40′ 26,2°. Um 9h 30′ begonnen die Reizschwelle zu bestimmen, um 9h 30′, 33′, 9h 38′, 41′, 44′ gereizt, jedesmal 16 Einzelstöße mit zwei Sekunden Intervall, jedesmal die sekundäre Rolle von 22,5 an um 0,5 Teilstriche weiter hinaufgeschoben, 9h 47′ 5 × 20; Bewegung von 94°, der bis dahin eingenommenen Stellung, bis 45,5°, dann Aufstieg. Um 10h 40′ 92°. Jetzt 2 % Ätherwasser unter die Glocke gegeben, um 11h 23′ beginnt folgende Reizschwellenbestimmung:

Zeit	Stellung	Reizgröße	Bemerkung
11h 23′	104,5°	16 × 21,5	
11h 26′	105°	16 × 21	
11h 30′	104,5°	16 × 20,5	
11h 34′	104,2°	16 × 20	
11h 38′	104°	16 × 19,5	
11h 43′	103°	16 × 19	
11h 46′	103°	16 × 18,5	
11h 50′	102°	19 × 18	
11h 54′	101°	5 × 17,5	Bewegung bis 67°.

In einem Falle beobachtete ich aber auch ein anfängliches Sinken der Schwelle.

Versuch 4.

M. Speggazzinii. Unter Glasglocke. 26. 7. 06. Sonnenschein. Temperatur: $2^h 40'$ 29°, $3^h 30'$ 31,2°, $3^h 56'$ 31,8°. Um $2^h 46'$ war die Reizschwelle 1 × 20, und entsprechend war nach erfolgloser Reizung um $2^h 13'$ mit 16 × 21, um $2^h 16$ mit 20,5, um $2^h 19'$ die Schwelle zu 16 × 20 bestimmt worden. Zwischen $3^h 05'$ und $3^h 10'$ wird 3% Ätherwasser unter die Glocke gebracht. Um $3^h 40'$ soll die Reizschwelle bestimmt werden, begonnen wird mit der Stärke 21, da erfolgt gleich beim ersten Öffnungsstoß eine Reaktion von 103,5° bis 64°.

Die Stärke des neuen Reizes war nur 4/5 von der des früheren, also die Erniedrigung der Schwelle zweifellos.

Daß z. B. im Versuch 3 diese Schwellenerniedrigung nicht beobachtet wurde, läßt sich erklären, wenn man bedenkt, daß der wirksame Reiz nicht schon 30 Minuten nach dem Einbringen des Ätherwassers, wie im Versuch 4, sondern erst nach 74 Minuten erfolgte, wodurch die Möglichkeit, daß die Narkose über dies Stadium der erniedrigten Schwelle schon vorgeschritten war, nicht ausgeschlossen erscheint. Ohne Analogie würde diese Erscheinung durchaus nicht dastehen, ich erinnere an das „Exzitationsstadium" der klinischen Narkose (vgl. z. B. Kionka 1898 p. 426) und an das Sinken der phototaktischen Reizschwelle bei *Chlamydomonas* (Rothert 1904 p. 36).

Im weiteren Verlauf der Narkose zeigte sich der Einfluß der Temperatur darin, daß die Reizschwelle bei niedrigeren Temperaturen bedeutend höher lag als bei höheren.

So lag bei einer *M. Speggazzinii* am 1. 8. 06 bei einer Temperatur von 23° C. die Schwelle bei ungefähr 1 × 10, am Nachmittage desselben Tages bei 1 × 16 bei einer Temperatur von 29°. Am nächsten Tage lag sie bei niedrigeren Temperaturen wieder höher.

Der angeführte Wert entspricht ungefähr einer Verminderung des Schwellenreizes auf die Hälfte, weit mehr, als die Temperatur allein bewirkt hätte.

Auf den Verlauf der Reaktion äußert sich die Narkose in einer Verkleinerung der Amplitude in erster Linie, wie z. B. auch Versuch 3 zeigt. Im weiteren Verlauf der Narkose sinkt die durch den Schwellenreiz ausgelöste Reaktion auf wenige Grade. Dafür tritt aber eine andere Erscheinung auf, nämlich die, daß nicht mehr wie unter gewöhnlichen Umständen „explosionsartig die volle Amplitude ausgelöst wird" (Pfeffer 1904 p. 442), sondern ein stärkerer Reiz die Bewegung vergrößert. Da aber diese submaximalen Auslösungen, deren Vorhandensein Pfeffer (l. c.) auch, aber ohne nähere Begründung, angibt, sich von den noch zu erwähnenden anderen Fällen ihres Vorkommens bei *Mimosa* in nichts unterscheiden, werde ich sie bei der Besprechung der Wirkung wiederholter Reize (p. 331) im Zusammenhang behandeln und erwähne hier vorläufig nur die Tatsache.

Wie die Amplitude, nimmt auch die Geschwindigkeit der Bewegung ab; ob hier eine anfängliche Steigerung stattfindet, muß ich dahingestellt sein

lassen. Wie weit die zuletzt von Košanin (1905) genauer verfolgte Zunahme der Steifheit des Gelenkes in der Ätheratmosphäre hier mitspielt, vermag ich nicht zu entscheiden.

bb) Einfluß innerer Bedingungen.

Das Alter.

Die primären Gelenke der Mimosenblätter sind schon frühzeitig reizbar; schon wenn das Polster noch fast einen geraden Zylinder bildet und die sekundären Blattstiele sich noch nicht gerade gestreckt haben, die Blättchen aber gerade anfangen sich auszubreiten, erfolgt auf einen Reiz hin eine Reaktion. Dies geben auch Brücke (1848 p. 437), Bert (1866 p. 16 d. Sep.) und Pfeffer (1873 p. 8) an.

Da das Polster anfangs gestreckt ist, steht der primäre Blattstiel steil aufgerichtet, und dem entspricht es, daß die ersten Reizbewegungen kaum unter die Horizontale hinabgehen.

Mit zunehmendem Alter wird die Amplitude größer, außerdem ist die Ruhelage der Blätter (bei Tagstellung) eine tiefere. Ob weiterhin wieder eine Abnahme der Reaktionsfähigkeit sich zeigt, darüber geben mir meine Protokolle keine eindeutige Auskunft.

Über die Schnelligkeit der Bewegungen habe ich ebensowenig wie über die Beeinflussung der Reizschwelle etwas Sicheres ausmachen können.

Die jungen Polster sind natürlich weniger widerstandsfähig als die älteren und zeigen daher leicht Schädigungen nach elektrischer Reizung.

Eine bedeutungsvolle Erscheinung ist aber die, daß auf erneute stärkere Reize hin die Amplitude der Bewegung vergrößert wird, daß also bei jungen Blättern submaximale Auslösungen möglich sind. Auch hier verweise ich auf den betreffenden Abschnitt (p. 331).

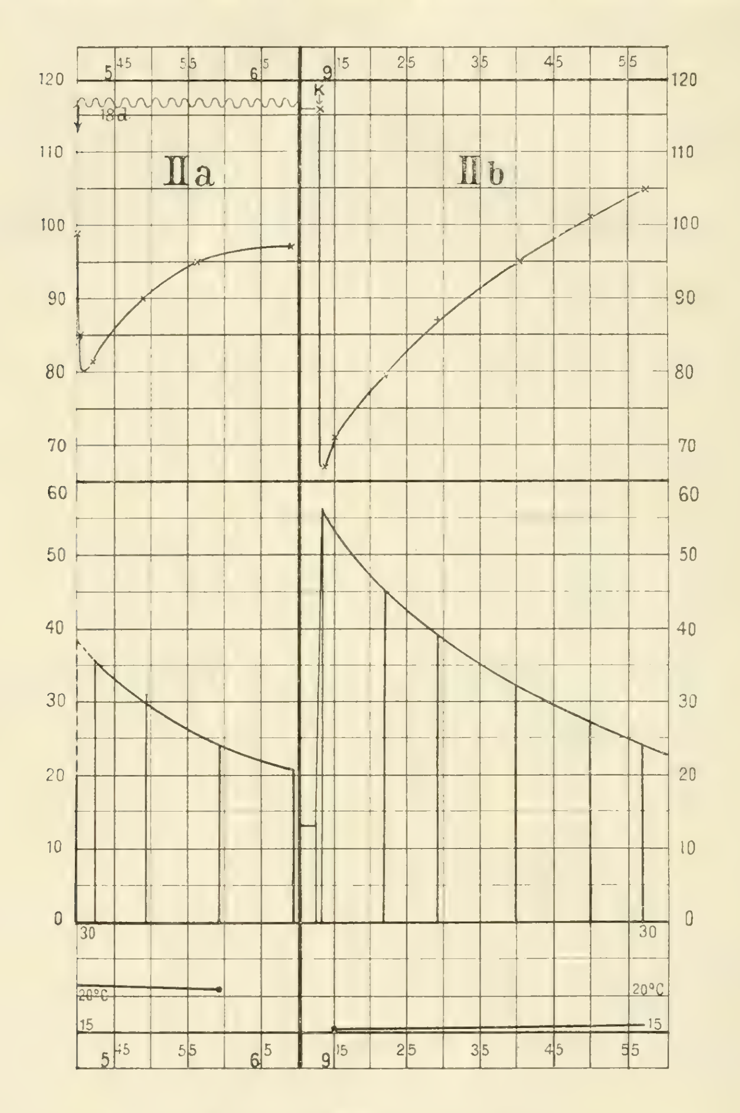
Die periodischen Bewegungen.

Der Einfluß der Tagesperiode zeigt sich bei *M. pudica* und *M. Spegazzinii* in ganz gleicher Weise, daher ich sie, wie überhaupt bisher und im folgenden weiterhin, gemeinsam behandeln werde.

Bei beiden verläuft die Tagesperiode (vergl. betr. *M. pudica* u. a. Bert 1866 p. 7 ff. d. Sep., Pfeffer 1875 p. 73, Jost 1897 p. 18) in der Art, daß (im Juni und Juli)[1]) die primären Blattstiele sich nachmittags zwischen 5 und 6 Uhr zu senken beginnen, abends zwischen 6 und 9 Uhr die tiefste Lage erreichen, sich darauf ziemlich geschwind wieder erheben und zwischen Mitternacht und 3 Uhr früh ihre höchste Stellung erreichen, in der das Gelenk oft fast gerade gestreckt ist, worauf bis zum Tage lang-

[1]) Hieraus erklären sich die Abweichungen von Berts Angaben (l. c.), die für den September gelten.

same Senkung bis zur Tagesstellung eintritt, die dann mit verschiedenen Unregelmäßigkeiten, die teils autonomer Natur, teils Rezeptionsbewegungen nach Lichtreizen sind, bis zum Eintritt der abendlichen Senkung innegehalten



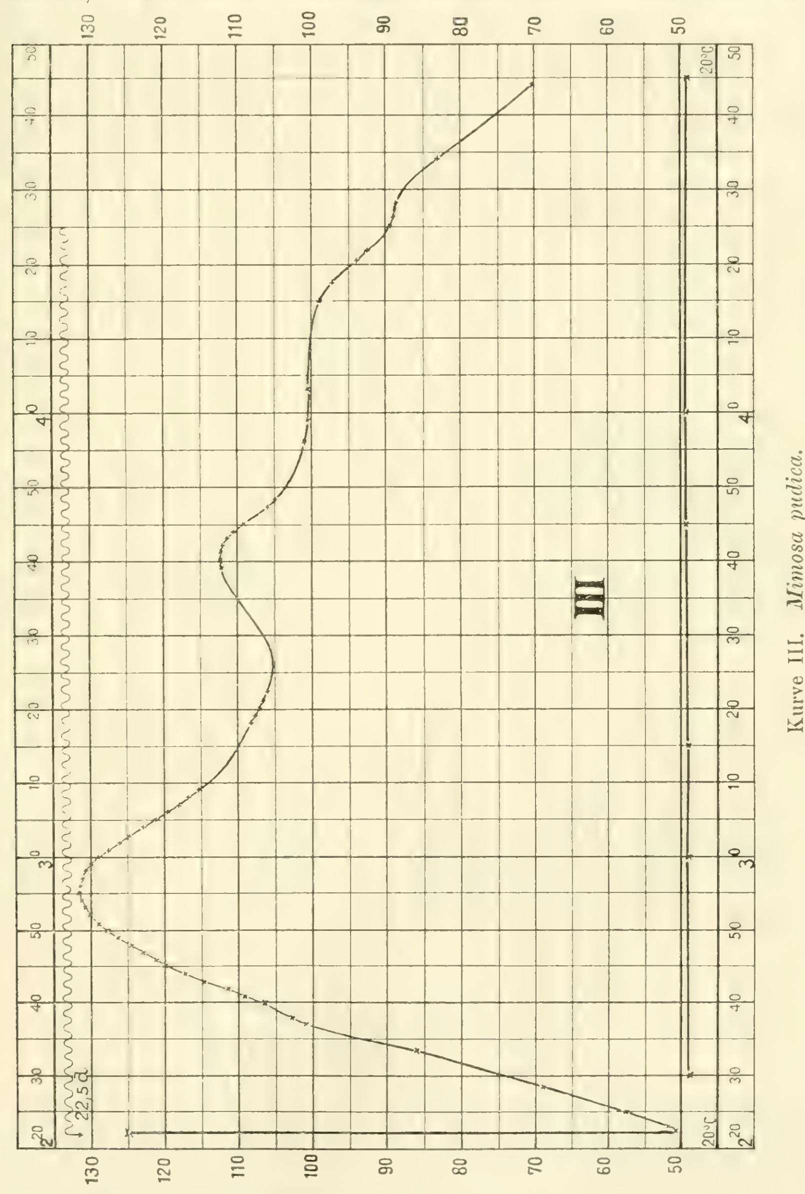
Kurve II. *Mimosa Speggazzinii.*

Reaktion und Biegungsfestigkeit; IIa bei dauernder Reizung mit dem Selbstunterbrecher, die Wellenlinie deutet das an.

Die Abszissen bedeuten die Zeit, hier und in den folgenden Kurven 1 mm = 1 Minute, die oberen Ordinaten die Winkelablesung am Gradbogen. Die unteren, ausgezogenen Ordinaten geben den Winkel an, der bei der Bestimmung der Biegungsfestigkeit nach Brückescher Methode erhalten wurde.

wird. Diese geht nach verschiedenen Umständen, wie Temperatur[1]), Alter des Blattes, verschieden weit vor sich.

Die seismonastischen Bewegungen sind nun von den periodischen vollkommen unabhängig. Beide Bewegungen überlagern sich vollkommen, so daß eine resultierende Kurve entsteht. Ich verweise z. B. auf die Kurve III, in der deutlich hervortritt, wie die Oszillationen der durch den



Kurve III. *Mimosa pudica.* Übereinanderlagern der Reaktions- und periodischen Bewegung. Die Wellenlinie bedeutet Reizung mit Selbstunterbrecher.

[1]) Nach Košanin (1905) senken sich die Blätter bei Temperaturen von über 30° C. nicht unter die Horizontale.

Reiz um $2^h 22'$ ausgelösten Bewegung durch die einsetzende abendliche Senkung hindurch sich bemerkbar machen. (Um 7 Uhr war die Stellung des primären Blattstieles 39°).

Nur im Zustande der tiefsten Senkung zeigen sich Veränderungen in der Amplitude der Bewegungen, sie ist dann meist nur klein, wie schon Brücke (1848 p. 451) aus rein mechanischen Gründen erklärt. Ob man, wie Bert es tut (1866 p. 14 des Sep.), behaupten darf, daß die Amplitude nachts größer sei als bei der gleichen Stellung am Tage, muß ich als zweifelhaft hinstellen, da meine Beobachtungen mich diesen allgemeinen Satz nicht aussprechen lassen. Hier sind so viele andere Umstände, wie Temperatur usw., zu berücksichtigen, daß auf den Einfluß der Periode als solcher in dieser Richtung kaum geschlossen werden darf, wenn eine derartige Vergrößerung der Amplitude beobachtet wird.

Gleicherweise ist die Frage, ob die Biegungsfestigkeit nachts anders ist als am Tage, nicht eindeutig zu beantworten. Einigermaßen deutlich ist nur die Zunahme der Biegungsfestigkeit am Abend zu beobachten.

Auch in der Größe der Abnahme der Biegungsfestigkeit nach erfolgter Reizung habe ich einen Unterschied zwischen der Nachtstellung und der gleichen Tagstellung nicht gefunden.

Was das Verhalten der Reizschwelle betrifft, scheint auch hier kein Unterschied zu bestehen. Nur auf einen Punkt muß ich näher eingehen, nämlich die Behauptung Brückes (1848 p. 452), daß abends die Empfindlichkeit zugenommen habe. Er schließt dies daraus, daß bei der Bestimmung der Biegungsfestigkeit abends beim Umkehren der Pflanze leichter eine Reizung erfolge als sonst. Ich beobachtete diese Erniedrigung nicht, vielmehr eine Erhöhung der Schwelle. So in folgenden Fällen:

Versuch 5.

M. pudica. Temperatur: 3 Uhr 29° C., 6 Uhr 26° C.

$2^h 50'$	bei 145°	Schwelle:	1×23
$6^h 02'$	„ 50°	„	18×22

Dies bedeutet eine Erhöhung um das 1,2fache.

Nun ist hier aber gleichzeitig die Temperatur gesunken. Im folgenden Versuche fällt diese Fehlerquelle fort.

Versuch 6.

M. Speggazzinii. Temperatur: 3 Uhr 28° C., 5 Uhr 29,5° C.

$3^h 19'$	bei 99°	Schwelle:	18,5 d 2 Sek.
$4^h 51'$	„ 56°	„	über $16 \times 17{,}5$.

Das bedeutet hier eine Erhöhung der Schwelle auf mehr als das 1,15 fache.

Da nun die Brückesche Beobachtung zu Recht besteht, da tatsächlich abends die Gefahr besonders groß ist, die Pflanzen beim Umkehren zu

reizen[1]), kann der Grund wohl nur darin liegen, daß beim Umkehren das vorher sehr stark komprimierte Gewebe der unteren Gelenkhälfte eine bedeutend stärkere Zerrung erfährt als sonst, daß also nicht die Empfindlichkeit, sondern die Größe des Reizes zugenommen hat.

Wiederholte Reize.

Wir betrachten hier vier Fälle und werden im Anschluß daran unter ε) die Frage nach dem Vorkommen des „Tetanus" behandeln.

α) Über die Erscheinung der Summation der Reize haben wir im Kapitel über die Bestimmung der Reizschwelle gesprochen. Wir fanden dabei, daß sehr nahe unter der Schwelle liegende Reize dann wirksam werden, wenn sie in genügend schnellem Rhythmus wiederholt werden. Ein Zwischenraum von fünf Sekunden zwischen den einzelnen Reizen ließ diesen Effekt noch eintreten, doch zeigte sich, daß bei schnellerer Wiederholung schon eine kleinere Anzahl von Reizen genügend ist.

β) Wenn die Reaktion ausgeführt ist, kann sie durch Reize derselben Stärke, die bei der tiefsten Lage einwirken, nicht vergrößert werden.

Das zeigt der folgende Versuch:

Versuch 7.

(Die erste Reizung in Kurve IVb.)

M. Speggazzinii. 10. 5. 06. Temp.: $9^h 25'$ 21,4°. Sonnenschein.

Zeit	Stellung	Reiz	Bemerkungen
$9^h 26'$	92°	1×20	wirkt
5″	75°		
10″	72°		
20″	72,5°		
30″		8×20, 4 Sek. Int.	wirkt nicht
$9^h 31'$	82°		

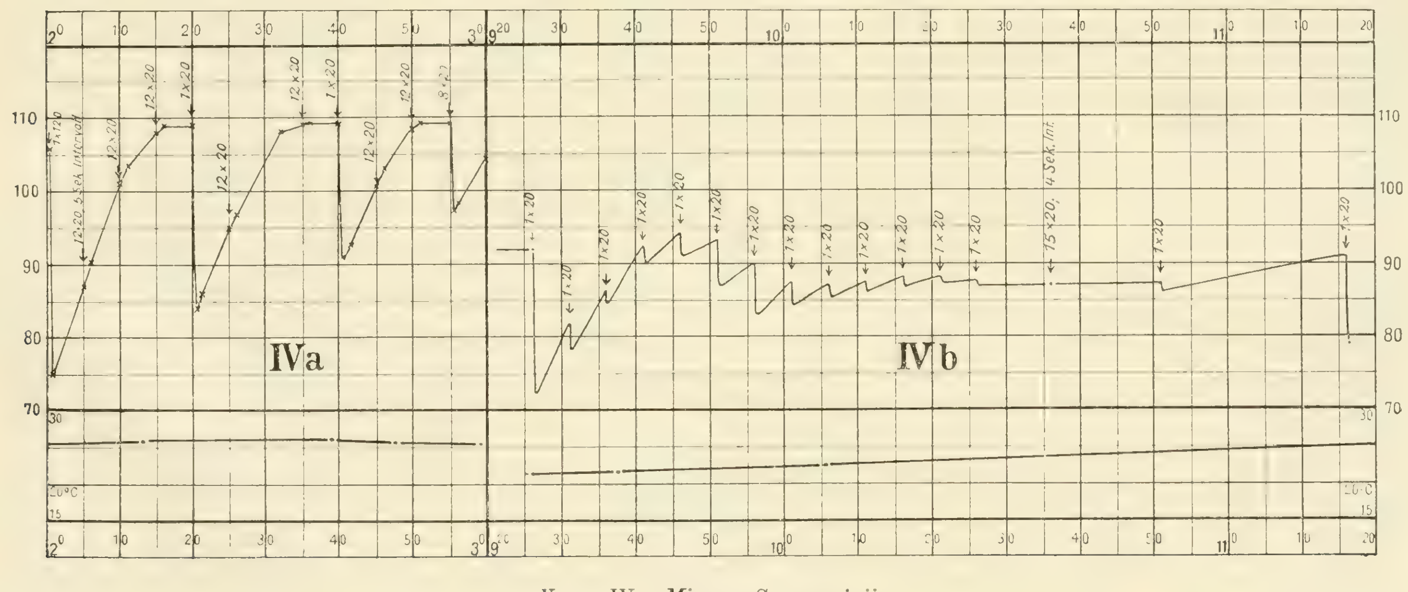
Im folgenden Versuche zeigt sich, daß auch Reize von viel größerer Stärke dann unwirksam sind.

Versuch 8.

M. pudica. 31. 7. 06. Temp.: $9^h 49'$ 25,9°, $10^h 20'$ 27,2°. Sonnenschein.

Zeit	Stellung	Reiz	Bemerkungen
$9^h 53'$	107°	23,5d, 1 Sek.	wirkt
20″	65°		
45″		1×15	ohne Wirkung
$9^h 54'$		1×10	„ „
$9^h 54'$ 30″	67°	1× 5	„ „
$9^h 55'$	68°		
$10^h 01'$	85°		

[1]) Auch Schwendener gibt (1897 p. 236—237 in den ges. Mitt.) Zunahme der Empfindlichkeit abends an. Wenn er aber weiterhin sagt, „daß schon eine geringe Erschütterung schwache Senkungen der Hauptblattstiele verursacht", so ist dies nicht recht verständlich. Soll das bedeuten, daß submaximale Auslösungen auftreten? Ich habe solche als Wirkung der Abendstellung nicht beobachten können. Oder ist nur die abendliche Reduktion der Amplitude gemeint?



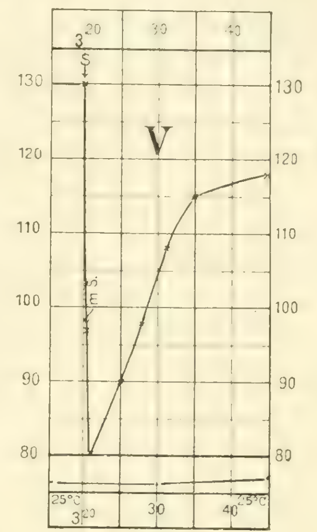
Kurve IV. *Mimosa Speggazzinii.*
Wiederholte erfolgreiche Reize.

Wir sehen also, daß die Aufstiegsbewegung fortgesetzt wird, ohne daß erneute Reize Wirkung zeigen, selbst wenn sie, wie der letzte, bedeutend (10 mal) stärker als der ursprüngliche sind.

Anders liegt die Sache unter gewissen Bedingungen, wie sie große Jugend des Blattes und der Zustand der Narkose mit sich bringen. Außerdem findet man die in Frage kommende Erscheinung auch dann, wenn die Blätter durch vorangegangene wiederholte und starke Reizungen in Anspruch genommen waren. In diesen drei Fällen zeigen sich submaximale Auslösungen.

Dabei löst aber nicht ein zweiter Reiz von der gleichen Stärke die neue Bewegung aus, sondern der Reiz muß kräftiger als der erste sein, damit eine Vergrößerung der Amplitude eintritt.

Kurve V zeigt den Fall eines jungen Blattes von *M. Speggazzinii,* wo die erste Reaktion von 130° bis 97° ausgelöst wurde, worauf kräftige Schläge die Senkung bis zu 80° vergrößerten; danach ging aber der Aufstieg wie sonst vor sich.



Kurve V.
Mimosa Speggazzinii,
junges Blatt.
Submaximale Auslösung.
in S bedeutet mehrere Schläge[1]). Die Koordinatenmethode ist hier benutzt worden.

Für einen Narkoseversuch zeigt das gleiche der folgende Versuch:

Versuch 9.

M. Speggazzinii. 26. 7. 06, seit $3^h 10'$ in narcosi durch 100 g 3 % Ätherwasser in der 12 Liter enthaltenden Glasglocke. Temp.: $4^h 51'$ 29,8°C. Sonnenschein.

Zeit	Stellung	Reiz	Bemerkungen
$4^h 30'$	99,5°		Begonnen die Schwelle zu bestimmen um $4^h 31'$, 3 Min. Zwischenräume zwischen jeder neuen Stufe der Reizgröße
$4^h 52'$	95°	1×16	Reaktion bis 85°
30″	86°	1× 0	weitere Reaktion bis 68°

Die Steigerung des Reizes entspricht einer Verdreifachung der Reizstärke.

Natürlich ist damit nicht gesagt, daß diese Steigerung ein genaues Maß gebe, doch ließ sich diese Größe darum schlecht bestimmen, weil bei diesen Reizintensitäten leicht die schädigende Wirkung eintrat. Außerdem gaben entsprechende Versuche ganz ähnliche Werte.

γ) Werden die Reize erst einige Zeit nach dem Beginn des Aufstiegs wiederholt, dann läßt sich, wie auch Pfeffer (1885 p. 522 Anm.) angibt,

[1]) In der Zeichnung tritt nicht deutlich hervor, daß die erste ausgelöste Bewegung zum tiefsten Punkt gekommen war und im Begriff stand, den Aufstieg zu beginnen; die Vergrößerung der Amplitude ist also nicht die direkte Fortsetzung des ersten Abstieges.

erreichen, daß auf jeden Reiz eine neue Senkung erfolgt. Einen solchen Fall zeigt besonders schön die Kurve IVb. (p. 330).

Wir sehen hier, wie jeder der in Intervallen von fünf Minuten fast eine Stunde lang aufeinander folgenden Reize, der von derselben Stärke wie der erste auslösende ist, eine Senkung hervorruft. Daß die Amplitude der einzelnen Reaktionen nicht gleich ist, interessiert uns hier noch nicht. An dieser Stelle will ich nur darauf hinweisen, daß auch diese neuen Bewegungen durch weitere Reize derselben Stärke nicht vergrößert werden.

Anders wird die Sache, wenn zwischen den neuen Reizen eine kürzere Zeit verfließt, d. h. eine relativ kürzere Zeit, denn je nach den besonderen Bedingungen ist die Zeit, in der die Reizbarkeit zurückkehrt, verschieden lang. Dann zeigt sich, daß die Bewegung ganz wie sonst fortgesetzt wird.

Dies ist schon eine alte Beobachtung. Der überall zitierte Desfontainessche[1]) Versuch, der, bald ebenso grob, bald feiner, oft wiederholt worden ist, lehrte schon, daß die Mimose sich an das Stoßen und Rütteln einer Wagenfahrt gewöhnen könne.

Pfeffer gibt an (1873 p. 59), daß ein neuer Reiz nach zwei Minuten wirksam sein könne, unter Umständen genüge wohl auch eine noch kürzere Frist (l. c. Anm.). Die Zeitdauer, welche zur Wiederherstellung der Reizbarkeit erforderlich ist, ist von verschiedenen Umständen abhängig, und nähere Angaben über ihre Größe haben daher immer nur bedingten Wert. Nach meinen Beobachtungen kann sie über fünf Minuten betragen, ob sie aber unter zwei Minuten herabsinkt, darüber geben mir meine Versuche keine Auskunft.

Es ist nun für den Ablauf der Reaktion ganz gleich, ob die Reize innerhalb des maximalen Intervalls oder etwa zu mehreren in der Sekunde aufeinanderfolgen: die Reaktion geht dann ganz in der gleichen Weise vor sich wie in dem Falle, wo keine Reize einwirken. Auch die Biegungsfestigkeit nimmt in genau der gleichen Weise wieder zu. Pfeffer gibt schon (1873 p. 61 f.) an, daß nach der bei dauernder Reizung ausgeführten Reaktion die Biegungsfestigkeit wieder so groß ist, wie vordem. Der Umstand, daß die Bewegung bei dauernder Reizung genau so wie sonst verläuft, gestattete mir vorhin, bei der Besprechung der Wirkung der Tagesperiode die Kurve III (p. 327) anzuführen; wie die Schlangenlinie andeuten soll, ist sie bei dauernder Reizung mittels des Selbstunterbrechers gewonnen worden.

Daß die Biegungsfestigkeit in gleicher Weise zunimmt, zeigt auch ein Vergleich der Kurven IIa und IIb (p. 326), wo in der unteren Reihe die

---

[1]) Den ursprünglichen Bericht habe auch ich nirgends finden können, der Versuch scheint um 1800 herum ausgeführt worden zu sein. Im 18. Jahrhundert habe ich ihn nicht zitiert gefunden, das erste Zitat ist wohl das bei Cuvier in seiner Histoire des progrès des sciences, vol. 1, 1826, der im Bericht über das Jahr 1822 gelegentlich einer Arbeit von Fodera über die gleichen Versuche sagt: „ainsi que Desfontaines avait déjà observé il y a nombre d'années“.

Länge der senkrechten Linien die bei der Bestimmung der Biegungsfestigkeit erhaltenen Winkeldifferenzen angeben. IIa wurde bei dauernder Reizung mit dem Selbstunterbrecher, IIb bei einmaliger Reizung erhalten.

δ) Während der Einwirkung dauernder Reize ist die Pflanze nicht, wie Pfeffer (1873 p. 56 ff.) annahm, gänzlich unempfindlich, sondern die Reizschwelle ist nur erhöht. Dies schloß Pfeffer selbst (1885 p. 521) aus eigenen Beobachtungen und aus denen Hofmeisters (1867 p. 317), wonach an dauernd durch Induktionsschläge gereizten Mimosen durch stärkere Reize eine neue Bewegung ausgelöst wird.

Ich führte einige Versuche derart aus, daß ich die Pflanzen mit dem Schwellenreiz dauernd reizte und, nachdem die Ausgangslage wieder erreicht war, die Rolle nicht zu langsam (½ bis 1 Teilstrich in der Sekunde ungefähr) und möglichst gleichmäßig hinaufschob, bis die Reaktion eintrat.

Ich fand dabei folgende Werte:

Die erste	die neue Reaktion trat ein bei der Spulenstellung	Verhältnis des alten zum neuen Reize	Temperatur
22,5	18	1 : 2,2	25°
24	18	1 : 2,9	22°
22,5	20	1 : 1,6	29° } dieselbe Pflanze
20	17,5	1 : 1,5	29° }
24	20	1 : 2,1	30°
21	18	1 : 1,7	21°

Die ersten beiden Versuche und der letzte waren mit *M. Speggazzinii*, die drei anderen mit *M. pudica* ausgeführt. Die große Ungenauigkeit der Methode läßt es verständlich erscheinen, daß bei einer so geringen Anzahl von Versuchen irgend ein konstantes Verhältnis der beiden Reizgrößen, wie es nach dem hier möglicherweise geltenden Fechner-Weberschen Gesetze zu erwarten gewesen wäre, nicht gefunden wurde; auffallend ist jedoch die nahezu gleiche Größe der beiden bei 29° C. an einer Pflanze beobachteten Werte.

Aber nicht nur Reize, die eine Reaktion auslösen, wirken auf die Schwelle verändernd ein, sondern auch solche, die unter der Schwelle liegen. So z. B. im folgenden Versuch:

Versuch 10.

M. pudica. 31. 7. 06. Temperatur: $2^h 46'$ 31,8°, $3^h 28'$ 32,2°, $4^h 41'$ 31,2°. Sonnenschein.

Zeit	Stellung	Reizgröße	Bemerkungen.
$3^h 01'$	88°	22,5d, 2 Sek.	Reaktion
15″	59°		
$3^h 05'$	62°		
	usw.		
$3^h 50'$	79°	25d, 10 Min.	
$4^h 00'$	77°	bis 17,5 verschoben	Reaktion

Auch im folgenden Versuche zeigt sich, wenn auch äußerlich in etwas anderer Weise, daß Reizung mit unterschwelligen Reizen die Schwelle hinaufrücken lassen kann.

Versuch 11.

M. pudica. 27. 7. 06. Temperatur: $3^h 40'$ 29,5°. Sonnenschein.

Um $3^h 47$, bei der Stellung 116° wird 25d eingeschaltet, darauf wird die Rolle um je einen halben Teilstrich in 5 Sekunden verschoben, bis um $3^h 48' 30''$ 17d erreicht ist, dies wird 15 Sekunden belassen, ohne daß eine Reaktion eintritt, dann um $3^h 48' 45''$ ausgeschaltet. Um $3^h 53'$ bei der Stellung 117° 20d eingeschaltet, was eine Reaktion bis 55° bewirkt.

Auf Grund dieser Erscheinung ließ ich bei den Reizschwellenbestimmungen 3 bis 5 Minuten zwischen den einzelnen Steigerungen verfließen, damit eine etwa eingetretene Erhöhung der Schwelle wieder verschwinden könne.

ε) Es ist nun noch die Frage zu erledigen, ob bei der Mimose auch ein dem Muskeltetanus analoger Vorgang vorkommt. Dabei wird auch die Frage gleichzeitig berührt werden, wie die wiederholte Inanspruchnahme auf die Reaktionsfähigkeit der Pflanze zurückwirkt.

Der Tetanus ist ein diskontinuierlicher Vorgang, der darin besteht, daß wiederholte Reize die Kontraktion des Muskels vergrößern, da sich die Einzelkontraktionen, die jeder neue Reiz auslöst, überlagern. So entsteht bei genügend schneller Aufeinanderfolge der Reize eine scheinbar einheitliche Kontraktion von längerer Dauer, die sich von habituell ähnlichen Erscheinungen, wie Lähmungen, durch lebhafte Stoffwechselvorgänge unterscheidet (vergl. hierüber die Lehrbücher der Tierphysiologie). Es würde bei *Mimosa* ein solcher „Tetanus" dann vorliegen, wenn neue Reize nach Beendigung des Abstieges den Aufstieg verhindern könnten.

Wir sahen nun vorhin (unter β) dieses Abschnitts (p. 329), daß bei *Mimosa* gleich starke und auch stärkere Reize nach Beendigung des Abstieges unter gewöhnlichen Umständen nicht wirksam sind. So ist ein Tetanus nicht wahrscheinlich. Aber immerhin ist er damit noch nicht ausgeschlossen, da gewisse Bedingungen existieren könnten, unter denen auch wiederholte gleiche Reize immer aufs neue Bewegungen auslösen.

Betrachten wir folgendes:

Versuch 12.

M. Speggazzinii. 29. 6. 05. Temperatur: $11^h 15'$ 25,5°, $11^h 45'$ 26,4°. Sonnenschein.

Von $9^h 50'$ ab dauernd gereizt mit 22,5d, von $10^h 40'$ ab sind in unregelmäßigen Zwischenräumen mehrere — unwirksame — Steigerungen der Reizstärke (für je 10 Sekunden) versucht worden. Die letzte Steigerung war um $11^h 15'$ bis 18,5 gewesen; jetzt zeigt sich folgendes Bild:

Zeit	Stellung	Bemerkung
11h 25′	115°	Steigerung bis 18 d,
15″	112°	das beibehalten wird.
30″	110°	
11h 26′	106°	
11h 27′	101,5°	
11h 28′	99°	
	usw.	
11h 54′	89,2°	

Jedoch ergibt sich hier sogleich ein Kriterium dafür, daß hier kein Tetanus vorliegt, aus dem Umstande, daß nach dem Ausschalten die Senkung nicht zurückgeht, sondern bestehen bleibt. Wir haben vielmehr eine Erscheinung vor uns, die als Lähmung zu bezeichnen ist. In diesem Falle führte sie freilich zum Tode des Gelenkes.

Wir können jedoch auch transitorische Lähmungen beobachten, die wie die dauernden nach sehr heftigen Reizungen eintreten. Dafür, daß dann kein, vielleicht nur kurzdauernder, Tetanus vorliegt, ist ein unzweideutiges Kennzeichen der Umstand, daß solche vorübergehenden Lähmungen nach Einzelreizen eintreten können.

Es zeigt sich dabei die besondere Erscheinung, daß zwischen solchen transitorischen Lähmungen und der normalen Reizreaktion eine kontinuierliche Reihe von Übergängen besteht, wie sich besonders bei der zweiten Reaktion der submaximalen Auslösungen zeigt.

Der in Kurve V (p. 331) dargestellte Verlauf der Bewegung unterscheidet sich zwar in keiner Beziehung von der gewöhnlichen Reaktion. Aber der in Versuch 9 mitgeteilte Fall bildet insofern einen Übergang zu den vorübergehenden Lähmungen, als hier die tiefste Stellung nicht schon eine halbe Minute nach dem zweiten Reiz, sondern erst nach 2½ Minuten erreicht wurde. In einem anderen Falle wurde (Temperatur 13° C.) von einem jungen Blatte einer *M. Speggazzinii* infolge heftiger Reizung nach dem ersten Abstiege die Amplitude vergrößert, jedoch der tiefste Punkt erst nach 12 Minuten erreicht.

Die Pflanzen reagieren einige Stunden nach solchen transitorischen Lähmungen wieder ganz wie früher. Wenn die Lähmung jedoch länger gedauert hatte, zeigen sich auch nach längerer Zeit Unregelmäßigkeiten in der Reaktion, die Amplitude ist herabgesetzt, und die Geschwindigkeit der Bewegung geringer als sonst. Es braucht nicht einmal eine Lähmung in die Erscheinung getreten zu sein; nach wiederholten starken Reizen zeigt sich dieselbe Erscheinung. Zugleich ist es in diesem Falle möglich, submaximale Reaktionen[1]) zu erhalten.

---

[1]) Auf die neuen Angaben Linsbauers (1906 p. 8ff. des Sep.), der bei *Mimosa* submaximale Auslösungen beobachtet hat, bin ich im vorangegangenen darum nicht

Wie sich die Reizschwelle nach der starken Inanspruchnahme durch wiederholte Reizung verhält, darüber gestatten mir meine Versuche kein eindeutiges Urteil; daß die Latenzzeit zunimmt, wurde schon oben (p. 319) erwähnt. Schon in Zwischenräumen von 1/4 bis einer ganzen Stunde wiederholte Reaktionen scheinen eine derartige Ermüdung hervorzurufen, die sich in eine Abnahme der Amplitude und Geschwindigkeit zeigt, wie z. B. die Kurve IVa demonstriert.

b) Versuche an *Amicia*.

Wie wohl Hansgirg 1893 (p. 126) zuerst angab, sind die Blätter von *Amicia Zygomeris* für Stoßreize recht empfindlich.

Die Reaktion besteht darin, daß die beiden am Tage horizontal ausgebreiteten Blättchenpaare (Abbildung z. B. im Bonner Lehrbuch) abwärts zusammenschlagen. Bei starken Erschütterungen senkt sich auch der Blattstiel um ungefähr 20°.

Meine Untersuchung wurde gleichfalls im Glashause vorgenommen.

Leider waren zwei Umstände einer so speziellen Untersuchung, wie *Mimosa* sie erfuhr, hinderlich, einmal der, daß die Bewegung der Blättchen mit der von Pfeffer 1875 (p. 49) angegebenen Methode der Papierdreiecke verfolgt werden mußte, da auch die Koordinatenmethode nur schlecht anzuwenden war, und zweitens, daß nicht elektrisch gereizt werden konnte, da die dünne Lamina des Blattes die Elektroden nur schlecht befestigen ließ und dazu sich sehr bald um die Wunde herum geschädigt zeigte.

Daher habe ich die einzelne Reaktion nur wenig verfolgt.

Augenscheinlich liegt die Reizschwelle höher als bei *Mimosa*, denn ich mußte stärkere Schläge auf das Blatt wirken lassen, damit sich eine Reaktion zeigte. Die Bewegung erfolgte dann langsamer als bei der Sinnpflanze, der Abstieg hat zu Anfang seine größte Geschwindigkeit, die dann abnimmt, bis nach zwei bis drei Minuten der tiefste Punkt erreicht ist, worauf, anfangs nur wenig langsamer als bei *Mimosa*, doch bald mit bedeutend geringerer Geschwindigkeit der Aufstieg beginnt. Es wird aber nicht durch einen jeden Reiz die volle Amplitude ausgelöst, sondern die absteigende Bewegung kann durch neue Reize derselben[1]) Stärke vergrößert

---

eingegangen, weil Linsbauers Angaben sich auf die von mir nicht genauer untersuchten tertiären Gelenke der Sinnpflanze beziehen. Diese bieten darnach, sowie nach meinen beiläufigen Notizen ein anderes Verhalten dar, indem hier ein „Tetanus" möglich zu sein scheint und auch submaximale Auslösungen durch nur wenig stärkere neue Reize vergrößert werden können (besonders, nach l. c. p. 9 Anm., bei fortgeleiteten Reizen). Linsbauer betont nicht, daß die Mimosenblättchen sich reizphysiologisch anders verhalten als die primären Gelenke, wie dies durchaus der Fall zu sein scheint. Genauere Angaben kann ich nicht machen.

[1]) Ob die Reizstärke absolut gleich war, konnte ich bei der Methode der Schläge mittels des Holzstäbchens nicht kontrollieren. Es ist daher wohl möglich, daß die folgenden Reize stärker gewesen sind. Doch ist die Vergrößerung jedenfalls außerordentlich gering, bei weitem nicht so bedeutend, wie die bei *Mimosa* im Fall submaximaler Auslösungen nötige.

werden. Die Reize mögen dabei während des Abstieges, bei der tiefsten Stellung oder bei schon begonnenem Aufstiege wirken.

Es erhebt sich auf Grund dieser Erscheinung die Frage, ob denn bei längere Zeit fortgesetzter Reizung die Pflanze daran verhindert werden kann, den Aufstieg zu beginnen. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß dies mindestens längere Zeiten hindurch möglich sein müsse.

Da elektrische Reizung mit Benutzung des Selbstunterbrechers ausgeschlossen war, wurde dazu gegriffen, mechanische Reize zu wiederholen und die Pflanzen dauernd zu erschüttern. Die Stöße eines Klinostaten mit Anker-Uhrwerk, wie Pfeffer 1885 (p. 507) ihn bei Ranken benutzte, erwiesen sich nicht als genügend, und daher wurde folgende Methode angewandt.

Die Pflanzen wurden in ihren Töpfen, die mit Stramin überzogen wurden, um das Herausfallen der Erde zu verhüten, auf einer Wippe zwischen aufgenagelten Korkstücken derart mit Stricken befestigt, daß eine seitliche Verschiebung unmöglich war. Als Wippe diente ein um ein Scharnier bewegliches Brett, das ein an einem Rade angebrachter Daumen hob, um es dann wieder fallen zu lassen. Dieses Rad wurde auf verschiedene Weise, teils mittels eines Heißluftmotors, teils mittels eines Elektromotors angetrieben, dessen Umdrehungszahl durch ein Vorgelege reduziert wurde.

Dieser Apparat arbeitete nun längst nicht so exakt, wie der bei Bach (1907 p. 96 ff.) beschriebene. Besonders beim Elektromotor kamen recht große Änderungen in der Geschwindigkeit der Aufeinanderfolge der einzelnen Stöße vor. Daß diese Schwankungen nicht unwesentlich waren, zeigten Kontrollversuche mit *Mimosa*, bei denen deutlich durch eine plötzliche Änderung der Geschwindigkeit eine Senkung ausgelöst werden konnte.

Doch tritt diese Fehlerquelle gegenüber den anderen sehr zurück, mit denen diese Versuchsmethode behaftet war.

Einer der unbedeutendsten von diesen ist, daß die Pflanzen in Pendelschwingungen gerieten, weil die Bewegung nicht in gradlinigem Heben und Fallen, sondern in Schwingungen in einem Kreisbogen bestand. Lockerte sich dann die Erde im Topfe auch nur ein wenig, oder veränderte sich die Geschwindigkeit der Stöße um ein geringes, dann veränderte sich auch infolge der Eigenschwingung der Pflanze die Stoßintensität, da Blätter, die vorher in lebhaftester Schwingung sich befunden hatten, nun in einen Schwingungsknoten kommen konnten, wodurch infolge der jetzt eintretenden Ruhe die Intensität der Reizung natürlich herabgesetzt wurde.

Es wirkten aber auf die Pflanze nicht nur die Stoßreize, sondern auch verschiedene andere Einflüsse ein, deren wichtigste die Beleuchtungsschwankungen (von phototropischen Reizen ganz abgesehen) und die Tagesperiode waren. Die jedesmalige Stellung der Blätter war somit eine Resultante aus der Wirkung dieser drei Kräfte, und daher ist es nicht verwunderlich, wenn die erhaltenen Bilder so sehr wenig eindeutig sind.

Betrachten wir folgende Versuche:

Versuch 13.

Amicia Zygomeris. 15. 5. 06. Auf dem Schüttelapparat. Sonnenschein. Temperatur: $9^h 36'$ 23,0°, $9^h 51'$ 23,9°, $10^h 13'$ 24,2°, $11^h 3'$ 25,2°.

Zeit	Winkel der Blättchen		Bemerkungen
	1. Paar	2. Paar	
$9^h 35'$	170°	180°	
$9^h 38'$			angelassen, 160 Stöße in der Minute.
$9^h 41'$	130°	130°	
$9^h 50'$	120°	90°	
$10^h 11'$	140°	90°	
$10^h 44'$	150°	120°	
$10^h 55'$	150°	150°	
$11^h 2'$	160°	150°	

Versuch 14.

A. Zygomeris. 14. 5. 06. Auf dem Schüttelapparat. Temperatur: $8^h 45'$ 18,4°, $9^h 04'$ 17,8°, $9^h 31'$ 18,6°, $10^h 19'$ 19,4°, $10^h 41'$ 20,4°, $10^h 51'$ 20,9°.

Zeit	Winkel der Blättchen		Bemerkungen
	1. Paar	2. Paar	
$8^h 50'$	180°	160°	
$8^h 55'$			angelassen, 150—160 i. d. Min.
$9^h 00'$	120°	90°	
$9^h 08'$	100°	20°	
$9^h 26'$	80°	10°	bis $9^h 31'$ grauer Himmel, dann aufklärend
$9^h 36'$	90°	10°	
$9^h 44'$	100°	10°	$10^h 19'$ leichte gleichm. Bewölk.
$10^h 20'$	160°	40°	$10^h 24$ weiter abnehmend
$10^h 40'$	180°	70°	$10^h 41'$ durch einzelne Wolken unterbrochener Sonnenschein
$10^h 50'$	180°	90°	$10^h 51'$ desgleichen

Versuch 15.

A. Zygomeris. 16. 5. 06. Auf dem Schüttelapparat. Temperatur: $7^h 31'$ 17,0°, $8^h 08'$ 17,2°, $8^h 35'$ 17,4°, $8^h 49'$ 17,3°, $9^h 0'$ 17,3°, $9^h 18'$ 17,3°, $9^h 36'$ 17,1°, $9^h 45'$ 17,0°.

Zeit	Winkel der Blättchen		Bemerkungen
	1. Paar	2. Paar	
$7^h 34'$	170°	180°	
$7^h 35'$			angelassen, 150—160 i. d. Min., ziemlich dunkle Wolkendecke
$7^h 54$	30°	30°	
$8^h 14'$	10°	10°	
$8^h 33'$	10°	10°	
$8^h 50'$	40°	50°	$8^h 49'$ etwas heller werdend
$8^h 58'$	20°	30°	$9^h 0'$ grauer Himmel
$9^h 19'$	40°	30°	$9^h 8'$ desgleichen
$9^h 35'$	20°	20°	inzwischen dunkler
$9^h 45'$	40°	30°	$9^h 36'$ wieder heller werdend
$9^h 56'$	70°	60°	Himmel nur mittelstark bedeckt

Es zeigt sich in ähnlicher Weise wie in Versuch 15 eine Stellungsänderung der Blättchen in allen sonstigen Versuchsprotokollen, bei Zunahme der Helligkeit Erhebung, bei Abnahme eine Senkung, während die nicht erschütterten Kontrollexemplare ihre Stellung beibehalten. Bei einer eine Nacht hindurch gereizten *Amicia* fand ich am nächsten Morgen volle Ausbreitung der Blättchen.

Wenn nun speziell hier ein überwiegender Anteil an der Hebung der Blättchen der Periode zugesprochen werden muß, so lehrt doch gerade der Umstand, daß im Verlauf der Reizung, wie auch Versuch 15 zeigt, die anderen Einflüsse überwiegend zur Geltung kommen, daß die Wirksamkeit des Stoßreizes zurückgetreten ist. Und wenn wir auch im Versuch 14 der Helligkeitszunahme einen großen Teil an der Rückbewegung aus der Reizstellung zuschreiben werden, so muß daneben doch die Akkomodation an den Reiz eingetreten sein. Versuch 13 scheint sogar ganz dafür zu sprechen, doch ist hier der Einfluß der gleichzeitigen Temperatursteigerung vielleicht mit im Spiele.

Immerhin scheint, wenn auch vorerst mit großer Vorsicht, die Existenz der Akkomodation bei *Amicia* angenommen werden zu können.

Definitive Entscheidung dieser Fragen gäben nur Versuche, die nach Ausschaltung der Periode durch konstante Beleuchtung unter konstanten Bedingungen bei ganz gleichmäßigen Reizen vorgenommen werden müßten.

c) Versuche an Oxalidaceen.

Von Oxalidaceen mit gefingerten Blättchen benutzte ich verschiedene Arten der Gattung *Oxalis*, in erster Linie eine unbestimmte Spezies des Botanischen Gartens und *O. Acetosella* mit gedreiten, *O. Deppei* mit gevierten Blättern.

Auch hier wurden die Untersuchungen im Glashause vorgenommen.

Die einzelne Reaktion wurde mit der Koordinatenmethode, bei *O. Deppei* auch in der Weise verfolgt, daß zwei entgegengesetzt gerichtete Blättchen entfernt wurden und dann mit Hilfe einer in das Blattgewebe eingestochenen Kapillare am Gradbogen die Bewegung des einen übrig gebliebenen Blättchens festgestellt wurde.

Leider war die elektrische Reizung nicht anwendbar, weil die Blättchen die Verwundung durch die Elektroden schlecht vertrugen[1]) und außerdem auch hier wie bei *Amicia* wegen der geringen Dicke der Blattspreite der Kontakt nicht in der nötigen Güte hergestellt werden konnte.

Was den Verlauf der einzelnen Bewegungen anlangt, so sind sie natürlich bei den verschiedenen Spezies verschieden geschwind und verschieden groß[2]).

[1]) Da *O. Deppei*, die etwas widerstandsfähiger ist als *O. Acetosella*, das Einstechen der Kapillare ganz gut verträgt und Platin wohl ebenso indifferent wie Glas ist, muß wohl an der schädigenden Wirkung der Elektroden die in ihrer Nachbarschaft sehr hohe Stromdichte mit beteiligt sein.

[2]) Über den Einfluß äußerer Bedingungen finden sich Angaben bei Pfeffer 1873 (p. 68 ff.).

Sie gehen bei den drei hauptsächlich untersuchten Arten ziemlich gleich schnell vor sich. Die Senkung ist bei allen dreien, wie Pfeffer 1873 (p. 69) für *Oxalis Acetosella* angibt, in 1 bis 3 Minuten zum größten Teile vollendet, die Hebung in 1/4 bis 1 Stunde wieder vollzogen. Bei *O. Deppei* geht der Übergang von der Senkung zur Hebung ziemlich schnell vor sich, bei den anderen beiden Arten beharrt das Blatt mehrere Minuten in der tiefsten Lage, oder genauer ausgedrückt, ist die Geschwindigkeit der Bewegung mehrere Minuten hindurch sehr unbedeutend und kaum merklich.

Wie nun schon lange bekannt ist (vergl. Pfeffer 1873 p. 69), kann die durch den ersten Reiz bewirkte Senkung durch erneute Reize vergrößert werden. Ob dabei die Stärke des Reizes, der dazu nötig ist, nur gleich der des ersten oder ob sie größer sein muß, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben, jedenfalls ist, wie bei *Amicia*, der Unterschied nur äußerst gering.

Diese neuen Reize wirken sowohl während des Abstieges, wie in der tiefsten Stellung und beim Aufstieg[1]). Es ist daher möglich, hier einen „Tetanus“ zu erzielen. Die Frage war, ob hier wirklich, wie Pfeffer 1885 (p. 521) angibt, eine Akkomodation eintritt, die sich in einem Rückgang trotz weiterer Reizung zeigen müßte.

Die Methode der dauernden Reizung war dieselbe wie die bei *Amicia* angewandte und litt daher an denselben Fehlerquellen. Aus diesem Grunde kann auch hier der Schluß aus dem vorliegenden Material nur mit allergrößter Vorsicht gezogen werden, solange nicht Versuche nach Ausschaltung der Periode bei ganz konstanten Bedingungen vorgenommen sind.

Der Schluß, den meine Versuche erlauben, ist der, daß bei *Oxalis* eine Akkomodation in sehr viel längerer Zeit als bei *Amicia* deshalb nicht ausgeschlossen ist, weil sich, besonders bei längerer Dauer der Reizung, der Einfluß der anderen Reize deutlicher bemerkbar macht.

Doch gibt besonders ein Versuch zu denken, wo *Oxalis*blätter, die die Nacht über gereizt worden waren, am nächsten Morgen sich nur zum Teil ganz erhoben hatten.

Ich gebe hier einige Versuchsresultate, die die außerordentliche Verworrenheit der Bilder zeigen.

Die Winkel mit dem Blattstiel wurden nach Papierdreiecken geschätzt. Es zeigte sich dabei eine weitgehende Unabhängigkeit der Blättchen eines Blattes von einander. Ich bemerke noch, daß auch hier (wie bei *Amicia*) neue Stoßreize während der Dauer der Reizung auf dem Schüttelapparat durch eine Senkung beantwortet werden.

---

[1]) Sonderbar ist die Angabe Hansgirgs (1893 p. 119), daß bei *Oxalis* die Blätter nach der ersten nicht sofort einer zweiten ähnlichen Bewegung fähig seien, sondern erst nach einiger Zeit. Etwas derartiges habe ich nie beobachten können und kann mir die Angabe nicht erklären.

Versuch 16.

O. Deppei und *Acetosella.* 19. 5. 06. Auf dem Schüttelapparat. Temperatur: $8^h 21'$ 17,1°, $10^h 08'$ 17,4°, $11^h 07'$ 18,4°.

Zeit	Stellung der Blättchen *O. Deppei*		*O. Acetosella*			Bemerkungen
	I_1	III_1	1	2	3	
$8^h 24'$	150°	170°	120°	120°	60°	
$8^h 27'$						angelassen, 150 in der Minute, grauer Himmel.
$8^h 42'$	110°	110°	90°	60°	30°	
$9^h 00'$	50°	80°	90°	40°	20°	$8^h 49'$ Lichtblick, dann wie vorhin
$10^h 06'$	50°	100°	60°	50°	10°	Wolken langsam abnehmend
$10^h 50'$	50°	120°	80°	30°	30°	$10^h 25'$ Sonnenblick, dann wieder schwache Wolkendecke
$11^h 08'$	50°	140°	80°	30°	80°	$11^h 07'$ nur leichter Wolkenschleier, der sich nach
$11^h 15'$	60°	140°	90°	40°	90°	$11^h 15'$ erst wieder verstärkt.

Versuch 17.

O. species. 1. 5. 06. Auf dem Schüttelapparat. Temperatur: $9^h 52'$ 19,2°, $10^h 26'$ 20,1°, $11^h 30'$ 21°.

Zeit	Stellung der Blättchen			Bemerkungen
	1	2	3	
$9^h 55'$	90°	90°	90°	angelassen, Sonnenschein
$9^h 58'$	70°	60°	80°	
$10^h 05'$	70°	50°	60°	
$10^h 14'$	70°	70°	60°	
$10^h 28'$	—	50°	60°	$10^h 36'$—$10^h 34'$ Wolken
$10^h 33'$	70°	50°	60°	
$10^h 41'$	80°	60°	60°	$10^h 41'$—$10^h 45'$ Wolken
$10^h 50'$	70°	50°	60°	$10^h 48'$—$10^h 53'$ Wolken
$10^h 52'$	50°	40°	50°	$10^h 53'$ Sonne
$10^h 55'$	60°	60°	60°	
$11^h 27'$	60°	70°	80°	$11^h 41'$ Wolke
$11^h 45'$	80°	80°	70°	

Wir sehen also zwar einen Rückgang des „Tetanus", doch ist er nur sehr undeutlich, und im Versuch 16 ist immer die Helligkeitszunahme ein Faktor, dessen Einfluß jedenfalls nicht unterschätzt werden darf[1]).

[1]) Meine Versuche an Oxalidaceen mit gefiederten Blättern gaben keine guten Resultate. Nur an jungen Blättern frisch aus dem Samen gewachsener Exemplare von *Biophytum sensitivum* konnte ich die von Haberlandt 1898 (p. 35 f.) beobachteten Reizwellen, die an den einzelnen Blättchen submaximale Senkungen hervorrufen, auf starke Reize (Sengen des Endblättchens) hin eintreten sehen. Neue Einsichten eröffneten mir diese Versuche nicht, besonders weil nur sehr wenige brauchbare Exemplare und erst gegen Ende des Sommersemesters 1906 mir zur Verfügung standen.

d) Versuch an Cynareen.

Die Filamente der Cynareen haben bekanntlich die Eigenschaft, sich auf Stoßreize zu verkürzen, wobei die Staubfäden die Antherenröhre herunterziehen, sodaß der Griffel den Pollen aus der Röhre hinausbürstet. Juels Abbildung (1906, Tafel I Fig. 5a) für *Centaurea Jacea* zeigt, daß die Krümmung in der intakten Blüte nur außerordentlich gering ist und erst nach dem Herauspräparieren der Staubgefäße größer wird.

Wie wir seit Pfeffer (1873 p. 80 ff.) wissen, kommt diese Bewegung dadurch zustande, daß nach einem Stoßreiz das Gewebe infolge von Flüssigkeitsaustritt aus den Zellen erschlafft und die vorher durch den Turgor stark gedehnten Zellwände sich infolge ihrer Elastizität verkürzen.

Neben denen anderer Cynareen untersuchte ich besonders die Filamente der *Centaurea macrocephala,* die übrigens auch das Objekt verschiedener im Breslauer Institut ausgeführter Untersuchungen (so von Kabsch 1861a, p. 27, Schenkemeyer 1877) gewesen sind. Sie haben besonders den Vorteil der Größe, da ihre Länge ungefähr 1 cm beträgt, wodurch eine bequeme Handhabung ermöglicht wird. *C. americana,* das von Linsbauer (1905) besonders studierte Objekt, stand mir leider nicht zur Verfügung.

Die Untersuchung geschah in der Weise, daß eine aus dem Körbchen herausgenommene Blüte in ein mit Wasser gefülltes, an einem Ende zugeschmolzenes Glasröhrchen gesetzt wurde, das mit Wachs auf einem Korkwürfel in jeder gewünschten Lage fixiert werden konnte. Verschlossen war das Röhrchen mit etwas Watte; der Kork war auf einem Objektträger befestigt [1]).

Der bauchige Teil der Kronenröhre wurde mit Schere und Pinzette abpräpariert. Dabei verloren die Filamente ihre Widerlager und krümmten sich nach außen. Verfolgt wurde nun die Reaktion hauptsächlich an der Größe der Ausbiegung.

Zu dem Zwecke wurde das in die günstigste Lage gebrachte Röhrchen auf den Objekttisch einer Zeißschen binokulären Lupe gesetzt. Eine dem einen Okular aufgesetzte Camera lucida, die bei Nichtbenutzung zur Seite geklappt werden konnte, erlaubte es, die Bewegung des Filamentes auf Koordinatenpapier aufzuzeichnen, wobei zwei mit Tusche auf dem Griffel angebrachte Fixpunkte und irgendwie durch ihre Form ausgezeichnete Trichome des Filaments als Marken dienten. Gereizt wurde mittels einer feinen in einen Holzgriff gefaßten Nähnadel. Auf elektrische Reizung wurde aus äußeren Gründen verzichtet.

Die Reizschwelle habe ich daher nicht bestimmt. Hier sind inzwischen Linsbauers Angaben (1906 p. 5 d. Sep.) erschienen, der angibt, die Schwelle läge bei *C. Jacea* „unter günstigen Umständen (wie sie etwa an

---

[1]) Wie Juel 1906 (p. 19 f.) es für *C. Jacea* angibt, vertrugen auch die *C. macrocephala*-Blüten recht gut große Transpirationsverluste, ohne die Reizbarkeit zu verlieren.

warmen Sommertagen am normalen Standorte herrschen) bei einer Stoßkraft von $2{,}08 \times 10^{-4}$ cmg", eine Angabe, deren Zuverlässigkeit ich nicht bezweifle, von der ich aber unentschieden lassen muß, wie weit die Größe der Druckfläche hier in Frage kommt. Ebenso muß ich natürlich die Frage nach dem mechanischen Äquivalent der elektrisch ermittelten Reizschwelle auf sich beruhen lassen.

Die Veranlassung meiner Untersuchungen war, daß im Gegensatz zu Pfeffers Behauptung, daß bei den Cynareenfilamenten ein jeder Reiz „explosionsartig die volle Bewegungsamplitude" auslöse (1904 p. 442), Linsbauer (1905) an *C. americana* submaximale Auslösungen beobachtet hatte.

In der Tat ist freilich die Reaktion gewöhnlich so beschaffen, daß nach einer äußerst kurzen Latenz die Kontraktion in ungefähr ¼ Minute zur völligen Geradestreckung vor sich geht, worauf nach 6 bis 8 Minuten die Ruhelage wieder erreicht ist. (Bei *C. americana* geht nach Linsbauer (1905 p. 811) die Bewegung augenscheinlich etwas rascher vor sich: 7 bis 13 Sekunden für die Kontraktion, 50 bis 60 Sekunden für Erreichung der Ruhelage.) Ob Oszillationen vorkommen, ist natürlich sehr schwer festzustellen, da vor allem die Bürste des Griffels durch die Reibung an der Antherenröhre die Bewegung oft hemmt, so daß eine weitere Ausbiegung des Filamentes nach wie vor der Reizung nicht die Folge seiner Überverlängerung zu sein braucht, sondern wohl in den meisten Fällen durch die Verkürzung der Sehne des Kurvenstücks verursacht wird, das vom Staubfaden gebildet wird.

Jedoch zeigt sich nicht allzu selten, daß das Filament sich nur unvollkommen kontrahiert, so daß es sich nicht gerade streckt, sondern nur seine Krümmung etwas abflacht. Auf erneuten Reiz kann dann vollständige Kontraktion erzielt werden.

Die Bedingungen, unter denen diese Bewegungsart eintritt, vermag ich nicht genau anzugeben, sie scheint besonders bei solchen Blüten zur Beobachtung zu gelangen, die schon längere Zeit vom Körbchen losgelöst sind. Ob auch das Alter der Blüte hier mitspielt, ist mir zweifelhaft, da ich die Erscheinung sowohl bei Blüten beobachtete, deren Narben hervorzutreten begannen, als auch bei solchen, deren Antherenröhre gerade anfing sich zu öffnen.

Neben dieser Art submaximaler Reaktionen zeigte sich aber, besonders bei älteren und etwas angewelkten Exemplaren, eine andere Art. Diese äußerte sich darin, daß nur die der gereizten Stelle zunächst liegende Partie des Staubfadens sich verkürzte, so daß, wenn z. B. auf der Innenseite gereizt worden war, hier ein stumpfer Knick entstand, dessen Öffnung nach innen gerichtet war, und ganz entsprechend war das Bild, das bei Reizung auf den anderen Seiten des Filamentes entstand.

Diese Beobachtung steht im engen Zusammenhange mit einer anderen, die schon von Cohn (zitiert nach Pfeffer 1873, p. 113) gemacht wurde, daß nämlich nicht immer die Kontraktion auf der ganzen Länge des Organes

mit einem Schlage einsetzt, wie es bei frisch aus dem Blütenstande entfernten jungen Blüten der Fall ist, sondern daß das Fortschreiten der Kontraktion von der Reizstelle aus nach beiden Seiten deutlich zu beobachten ist. Ob dabei, wie es den Anschein hat, diese Welle mit zunehmender Geschwindigkeit fortschreitet, habe ich genau messend nicht verfolgen können.

Wie Linsbauer gemessen hat (1906 p. 8 des Sep.), muß der Reiz, der die submaximale Reaktion der ersten Art verstärkt, größer sein als der erste Reiz, jedenfalls ist aber der nötige Reizzuwachs nur gering. Wie sich diese reizbaren Organe bei dauernder Reizung verhalten werden, ist daher nicht sicher zu vermuten. Pfeffer gibt (1873 p. 109) an, daß bei dauernder Reizung ein Rückgang eintrete. Nach Linsbauers eben angeführten Messungen hätte dies auch große Wahrscheinlichkeit für sich, doch unterließ ich damals derartige Untersuchungen, da mir meine Versuche zeigten, daß die Cynareenfilamente nicht nur während des Rückganges, sondern auch während der Kontraktion reizbar seien, was besonders bei submaximaler Kontraktion erster Art zu sehen war. Da ich nicht Anzeichen dafür hatte, daß der zweite Reiz stärker sein mußte als der erste, glaubte ich mich berechtigt, ein Verhalten analog *Oxalis* und *Amicia* anzunehmen. Die Frage muß also noch offen bleiben. Juel (1906 p. 20 des Sep.) gibt an, eine Ermüdung konstatiert zu haben, doch ist die Maßmethode, wie er selbst sagt, wenig einwandfrei, so daß auf diese Resultate, obwohl sie der Wahrscheinlichkeit nicht entbehren, besonderer Wert nicht gelegt werden kann. Die Ermüdung soll sich in minder ausgiebiger Reaktion zeigen.

Bestätigen konnte ich durchaus Linsbauers Angaben (1905 p. 817), daß die Trichome nicht, wie Haberlandt es gewollt hatte (1901 p. 35 ff.), als Perzeptionsorgane, sondern höchstens als „Stimulatoren“ dienen, denn die bei *C. macrocephala* recht langen und biegsamen Haare konnte ich mit einer darüber hinstreichenden Nadel weitgehend deformieren, ohne daß eine Reaktion eintrat. Durch Linsbauers Auseinandersetzung mit Haberlandt (L. 1906 p. 14 f.) ist der Gegenstand wohl für die dort aufgeführten Arten *C. Jacea* und *rhenana* (*C. americana* 1905) erledigt, sodaß sich hier *C. macrocephala* nur noch hinzugesellt. Auf Haberlandts Einwände in der zweiten Auflage seiner „Sinnesorgane“ (p. 46 f.) kurz eingehend, möchte ich noch hinzufügen, daß ich *C. macrocephala* im Juli, zu Anfang ihrer Blütezeit, untersuchte, und ferner, daß ich nicht nur ein Trichom, sondern mehrere der Reihe nach verbiegen konnte, ohne daß die Reaktion sich zeigte, die dann bei Berührung der Epidermis des Filaments sofort eintrat.

e) Versuche an *Mimulus*.

Untersucht wurden die Narben von *Mimulus luteus*. Wie bekannt, klappen ihre zwei Lappen auf Stoßreize zusammen.

Die Untersuchungen wurden ganz in entsprechender Weise wie bei den Cynareenfilamenten unter dem Zeißschen Binokular vorgenommen. Die Narbe (meist eben geöffneter Blüten) wurde dadurch der Untersuchung zu-

gänglich gemacht, daß die Krone entfernt wurde. Da *Mimulus luteus* benutzt wurde, blieb die Reaktion auf den gereizten Narbenlappen beschränkt (vergl. Oliver 1887).

Nun bewirkte hier nicht jeder Reiz die volle Auslösung der Bewegung, sondern es wurden auch submaximale Reaktionen beobachtet. Besonders häufig zeigten sich diese in der Art, daß nur die durch Darüberhinstreifen mit der Nadel gereizte Partie sich auf der papillösen Innenseite kontrahierte, während die übrigen Teile vollkommen die alte Form behielten.

Neben diesen meist zur Beobachtung gelangenden unvollständigen Reaktionen zeigten sich auch submaximale der Beschaffenheit, daß auf einen Reiz hin der ganze Lappen sich, aber nicht bis zum vollen möglichen Betrage kontrahierte.

III. Diskussion.

a) Allgemeines.

Eine wahrnehmbare Reaktion ist natürlich das einzige Kennzeichen dafür, daß eine Veränderung der Außenbedingungen auf die Pflanze als Reiz gewirkt hat. Ein anderes Kennzeichen haben wir nicht. Jedoch können uns Modifikationen des normalen Verlaufs eines Reizvorganges Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage geben, ob solche Änderungen, die selbst keine Reaktionen auslösen, auf den pflanzlichen Organismus gewirkt haben.

Ist eine solche Modifikation festgestellt, erhebt sich die Frage, in welchem Teile des Reizvorganges diese Veränderung der Innenkonstellationen vor sich gegangen ist.

Wir müssen jeden Reizvorgang in mindestens drei Teile zerlegen; außer dem Auslösungsvorgang selber und der Reaktion müssen wir, wie Pfeffer (1897 p. 13) mit vollem Rechte bemerkt, schon aus logischen Gründen Zwischenglieder annehmen. Diese drei Teile zusammen bilden die „Reizkette". Rothert hat (1894 p. 165 f.) vorgeschlagen, die Auslösung als „Perzeption", die Zwischenglieder als „Reizung", den endgültig ausgelösten Vorgang als „Reaktion" zu bezeichnen. Die Bezeichnungen für das Anfangs- und Endglied werde ich adoptieren, jedoch scheint mir der Name „Reizung" ungünstig gewählt, da „Reizung" nicht nur den Zustand des Gereiztwerdens, sondern auch den Vorgang des Reizens selber bezeichnet, wie auch im Texte von mir der Ausdruck wiederholt gebraucht worden ist.

Ich möchte daher diesen Teil der Reizkette einfach als die „Zwischenglieder" bezeichnen und bespreche also im folgenden in 1) die Perzeption[1], in 2) die Zwischenglieder, in 3) die Reaktion.

[1]) Daß ich den Namen „Perzeption" wähle, hat seinen Grund in praktischen Rücksichten. Diese Bezeichnung ist ganz allgemein in der Physiologie eingebürgert, Pfeffer spricht in seiner Physiologie von der Perzeption des Schwerereizes usw. Eine Stellungnahme zu metaphysischen Problemen soll hierin nicht liegen, und gerade deshalb habe ich nicht den aus einer solchen — einseitigen — Stellungnahme ent

b) Spezielle Diskussion.

1. Die Perzeption.

Als Perzeption können wir mit Rothert (1894 p. 165) die durch den Reiz bewirkten primären Veränderungen (unbekannter Natur) im Protoplasten bezeichnen, die dann weiterhin die übrige Kette der Vorgänge nach sich ziehen und dadurch schließlich eine sichtbare Reaktion hervorrufen können. Die Größe des Reizanlasses, die den vollständigen Reizverlauf zur Folge hat, bezeichnet man bekanntlich als Reiz-, genauer als „Reaktionsschwelle", unter dieser liegende Reizgrößen als „unterschwellige Reize". Ob der Reiz selbst eine bestimmte Größe erreichen muß, um überhaupt perzipiert zu werden, — wie es nicht unwahrscheinlich ist, — darüber ist ein sicheres Urteil zurzeit nicht möglich, da eben genauere Kriterien dafür, ob ein Reiz perzipiert wird oder nicht, fehlen, wenn uns keine Reaktionen darüber Auskunft geben. Eine solche Reizgröße aber würde, wenn sie bestünde, als „Perzeptionsschwelle" zu bezeichnen sein.

Der uns hier beschäftigende Stoßreiz unterscheidet sich nun in mancher Beziehung von den Reizarten, die in den letzten Jahren durch Rothert (1894), Czapek (1898) und noch ganz vor kurzem durch Fitting (1905 und 1907 b) eingehende Behandlung erfahren haben, nämlich dem geotropischen und heliotropischen Reize.

Czapek stellte zunächst (1898 p. 181) den Begriff der „Präsentationszeit" auf, der von Fitting (1905 p. 285) präzise definiert wurde als die „minimale Zeitdauer, die ein Reizanlaß auf eine Pflanze einwirken muß, um gerade noch eine sichtbare Reaktion auszulösen".

Ein solcher Begriff fällt für den Stoßreiz fort. Bei stationären Reizen[1]) kommt es allerdings nicht auf die Intensität des Reizes allein, sondern auch auf die Dauer seiner Einwirkung an; die Größen der Präsentationszeit, wie sie Bach (1907) ermittelt hat, sind also Werte, die erst im Verein mit der Größe der Erdgravitation die Reizschwelle bestimmen.

Der Stoßreiz ist aber ein transitorischer Reiz, d. h. es kommt hier auf die Geschwindigkeit der Änderung der Intensität irgendwelcher Außenbedingungen an.

springenden Namen „Rezeption" gewählt, oder gar Beer-, Bethe-, Uexkülls „Antitypie". Gleichfalls soll in dem später benutzten Terminus „rektorische Prozesse" keine Stellungnahme zu derartigen Fragen ausgedrückt sein. Dieses, zum großen Teile erkenntnistheoretische Problem hier abzuhandeln, kann nicht meine Absicht sein; wenn ich auch versucht habe, mir eine bestimmte Meinung zu bilden, fehlt mir doch noch die genügende Erfahrung, die zur Beantwortung einer so schwierigen Frage nötig ist.

[1]) Hier, wo wir nur das Wesen des wirksamen Reizes im Auge haben, dürfen wir nicht in die Definition stationärer und transitorischer Reizungen den Reizerfolg mit hineinziehen, wie es Pfeffer (1897 p. 15) tut, der von transitorischen Reizreaktionen spricht, wenn Rückregulation erfolgt, von stationären, wenn eine neue Gleichgewichtslage eingenommen wird.

Ein außerordentlich deutliches Beispiel gibt uns die Reizung mit dem Induktionsstoß. Das Integral der Stromintensitätsänderungen ist beim Öffnungs-, wie beim Schließungsstoß dasselbe; aber die Änderung im Zeitdifferential ist beim Öffnungsstoß bedeutend größer, und so zeigt sich eine bedeutend stärkere Wirkung des Öffnungsstoßes.

Aus diesem Grunde ist es auch nicht wahrscheinlich, daß hier der Begriff der „Perzeptionszeit" (Fitting 1905 p. 285), d. h. der minimalen Zeitdauer, die dazu erforderlich ist, daß die Pflanze den Reiz perzipiere, eine so bedeutende Rolle spielt, wie er beim stationären Reiz sie spielen mag, obwohl sie auch dort nur äußerst kurz ist, so z. B. minimale Bruchteile einer Sekunde bei geotropischer Reizung von Pflanzenteilen (Fitting 1905 p. 303) beträgt.

Sollte trotzdem eine solche Perzeptionszeit auch beim transitorischen Reize angenommen werden müssen, so ist ihre Messung jedenfalls äußerst schwierig, einmal schon wegen ihrer außerordentlichen Kürze, denn sie müßte kleiner sein als die Zeitdauer des Öffnungsinduktionsstoßes. Dann aber fehlt uns hier die Möglichkeit, wie sie bei den stationären Reizen (vergl. Fitting 1905 und Pringsheim 1906) besteht, zwei gleichzeitige entgegengesetzt wirkende Reize mit einander zu vergleichen.

Uns bleibt zur Untersuchung der Wirkung unterschwelliger Reize nur die Möglichkeit, diese Reize zu wiederholen. Dabei beobachteten wir bei *Mimosa* (und Burdon-Sanderson 1877 p. 414 f. bei *Dionaea*) die Erscheinung der Summation (Richets „addition latente"), nämlich, daß unterschwellige Reize bei wiederholter Einwirkung eine Reaktion hervorbringen. Wir sahen gleichzeitig, daß die Zeitdauer zwischen den einzelnen Stößen von großer Wichtigkeit ist, indem bei kürzeren Intervallen die Summation schon nach einer geringeren Zahl von Stößen eintritt.

Eine Summation haben bei stationären Reizen Fitting (1905) für den Geotropismus, und Pringsheim und Nathansohn (vergl. Pringsheim 1906) für den Heliotropismus nachgewiesen. Aus den letzten Versuchen ergibt sich klar, was nach Fitting beim Geotropismus in gleicher Weise zutreffend zu sein scheint, daß (Pringsheim 1906 p. 41) Reize, die in Abständen innerhalb eines gewissen Zeitmaximums auf einander folgen, sich im strengen Sinne addieren, daß also hier das Talbotsche Gesetz gilt, das aus der Psychologie der Gesichtswahrnehmungen bekannt war.

Ein derartiges Gesetz kann nun beim transitorischen Reiz nicht Geltung haben, da zwar Produkte aus Zeit und Intensität (oder aus Zeit und irgend einer Funktion der Intensität) in der Zeit eine Summierung zulassen, nicht aber Produkte von Intensitäten (oder ihren Funktionen) und Geschwindigkeiten.

Wir müssen uns damit begnügen, zur Erklärung anzunehmen, daß jeder Reiz einen „Erregungszustand" hinterlasse. Jeder folgende Reiz, der innerhalb einer gewissen Zeit wirkt, erhöht die Erregung, sodaß schließlich der letzte die Reaktion auslöst.

Wenn nun aufeinanderfolgende Reize sich nicht summieren, kann der Grund entweder darin liegen, daß die Erregung nicht genügend hoch gesteigert werden kann, weil die Reize zu schwach sind, — oder aber die Erregung könnte schon verklungen sein; die Zeit des Abklingens der Erregung können wir mit Fitting (1905 p. 333 f.) als „Relaxationszeit“ bezeichnen.

Die Relaxationszeit kann bei *Mimosa* über 5 Sekunden betragen; wie groß ihr Höchstwert genau ist, läßt sich aus begreiflichen Gründen schlecht feststellen, bei *Dionaea* ergibt sich aus Burdon-Sandersons Angaben (l. c.) eine Größe von über 2 Minuten.

Nun zeigte sich aber bei *Mimosa* die Erscheinung, daß Reize, die dauernd einwirken, die Schwelle erhöhen, und sogar solche, die unter der Schwelle lagen. Ganz entsprechend gibt Linsbauer (1906 p. 9 des Sep.) für Cynareenfilamente an, daß Vergrößerung einer submaximalen Auslösung nur durch einen stärkeren Reiz erzielt werden könne; bei *Mimosa* sahen wir eine recht bedeutende Zunahme des Reizes nötig werden, um in den Fällen, wo submaximale Auslösungen möglich sind, eine Vergrößerung der Amplitude herbeizuführen. Dagegen scheint bei *Dionaea* (nach Burdon-Sanderson l. c.) und bei *Amicia* und *Oxalis* schon ein gleich starker Reiz eine neue Reaktion auslösen zu können.

Wir können uns wohl am besten dieses Verhalten so erklären, daß wir nach dem Abklingen der Erregung (nach dem Verlauf der Relaxationszeit) bei *Dionaea, Amicia* und *Oxalis* ein einfaches Rückkehren auf den vorigen Zustand annehmen; bei *Mimosa* und den Cynareenfilamenten dagegen nach diesem Abklingen noch ein Umschlagen der Erregung annehmen, wie wir ein derartiges Verhalten in der belebten Natur ja auch sonst, z. B. im Gefühlsverlaufe des Menschen und am Muskel (vergl. über diesen Wundt 1902 p. 65 ff.) finden. Diese „Depression“ bewirkt ein Hinaufrücken der Reaktionsschwelle.

Doch mit diesen Fragen haben wir allmählich das Gebiet der eigentlichen Perzeption verlassen und sind schon zu den „Zwischengliedern“ fortgeschritten. Denn die „Erregung“ und „Depression“ gehören nicht mehr zu den „primären Veränderungen im Protoplasten“, sind vielmehr schon sekundärer Natur.

Wir fahren also mit der Besprechung dieser Frage im nächsten Abschnitte fort, der die Überschrift trägt:

2. Die Zwischenglieder des Reizprozesses.

Einen äußerlichen Ausdruck findet das Vorhandensein solcher Zwischenglieder in der „Reaktionszeit“ (Czapek 1898), d. h. der Zeit, die zwischen dem Aufhören des Reizes und dem Eintreten der Reaktion verfließt. Sie fällt bei unseren Versuchsobjekten mit der „Latenz“ zusammen. Während sie unter gewöhnlichen Umständen nur Bruchteile einer Sekunde betrug, fanden wir ja bei *Mimosa* bis zu $9^1/_2$ Sekunden.

Es schien damals (Versuch 2) ihre Größe nur von den Innenbedingungen der Pflanze abzuhängen; durch starke vorhergegangene Reizungen, durch niedere Temperaturen und Narkose schien sie verlängert zu werden. Dies würde wohl mit der Angabe Bachs (1907 p. 122) übereinstimmen, daß auch bei geotropischer Reizung die Länge der Reaktionszeit nicht von der Stärke des Reizes abhinge und daher nicht als ein „Maß der Erregung" betrachtet werden dürfe.

Von den Zwischengliedern des Reizprozesses ist nun die eine Seite schon oft Gegenstand der Untersuchungen gewesen, nämlich die Bedingungen, die die extensive Ausbreitung der Reaktion, die sogenannte Reizleitung bestimmen und als die „duktorischen" Prozesse und Bedingungen bezeichnet werden. In jüngster Zeit hat Fitting (1907a) hierüber eine umfassende Monographie geliefert, zu der als eine Art Ergänzung seine neuesten Versuche (1907b) hinzutreten.

Wie schon in der Einleitung gesagt wurde, interessiert uns hier die Mechanik der Reizleitungen nicht weiter. Es ist nur die Tatsache hervorzuheben, daß Reizleitung bei jeder Reaktion angenommen werden muß, in denen die Zellen, auf die der Reiz einwirkt, nicht identisch sind mit denen, in denen die sichtbar werdende Reaktion vor sich geht, wie das z. B. bei der mechanischen Reizung der reizbaren Organe dann der Fall ist, wenn der Reiz nur auf eine eng umschriebene Stelle des Organes einwirkt.

Eine Störung dieser duktorischen Prozesse beobachteten wir ja auch bei Cynareenfilamenten und den *Mimulus*narben in der lokal beschränkten Kontraktion (freilich unter noch nicht näher präzisierbaren Bedingungen).

Eine solche lokal beschränkte Kontraktion könnte nun natürlich auch die Ursache sein, daß bei den reizbaren Blattgelenken auf gewisse Reize hin die Einkrümmung nicht völlig, sondern nur zum Teile erfolgt. Dies läßt sich jedoch nicht so leicht feststellen, wie bei den Cynareenstaubfäden und *Mimulus*narben, da hier nicht, wie dort, die Reaktion des reizbaren Organs selbst, sondern nur das äußere Sympton der Blattsenkung beobachtet wird. Unwahrscheinlich ist aber eine solche Art der Submaximalität einer Reaktion bei elektrischer Reizung und bei allgemeiner Erschütterung der Pflanze. Und es zeigte sich ja auch bei den Cynareen und bei *Mimulus* eine zweite Art submaximaler Auslösung, in denen die motorischen Fähigkeiten des Gewebes wohl im ganzen reizbaren Organe, aber in geringerer Intensität als sonst in Tätigkeit gesetzt wurden. Die (ohne Zweifel vielartigen) Glieder der Reizkette, die die Aktivierung der vorhandenen Bewegungsmöglichkeiten ihrer Intensität nach bedingen, bilden somit das logische Korrelat zu den duktorischen Prozessen und Bedingungen. Czapek hat (1898 p. 302) vorgeschlagen, sie als die „zentralen" zu bezeichnen. Da diese Bezeichnung aber auf der Theorie eines dem der Tiere analogen Zentralorgans beruht, möchte ich im folgenden sie als die „rektorischen" bezeichnen, wobei diese Bezeichnung zugleich in sprachlicher Hinsicht den Worten „duktorisch", „sensorisch" usw. konzinn wäre.

Die Glieder der Reizkette in der Nähe des Perzeptionsaktes sind es nun jedenfalls, die das ausmachen, was wir als „Erregung“ und „Depression“ bezeichnet hatten. Wir können uns vorstellen, daß jeder Reiz den Ablauf der Reizkette anzubahnen sucht und wiederholte Reize ihn immer mehr erleichtern, bis der letzte der summierten Reize die Reizkette voll ablaufen läßt. Die Depression entspräche wachsender Schwierigkeit im Ablauf der Kette.

Somit ergibt sich aber ganz klar, daß die „Perzeptionsfähigkeit“, „Sensibilität“ oder „Reizbarkeit“ nicht ein Maß nur für die sensorischen Prozesse ist, sondern einen Teil der rektorischen mit umfaßt, also eine höchst komplexe Größe darstellt. Dies kommt z. B. sehr bei den Wirkungen erneuter Reize in Betracht, die einwirken, während die erste Reaktion noch vor sich geht. In diesem Sinne ist wohl der Ausdruck Pfeffers (1904 p. 443) zu fassen, daß die Inanspruchnahme durch eine einzelne Auslösung eine „transitorische Sistierung der Reizbarkeit“ bedinge.

Ein Fehlen einer „Depression“ ermöglicht einen „Tetanus“, der infolgedessen bei *Mimosa* (und vielleicht bei Cynareen) nicht beobachtet wird, aber bei *Oxalis, Amicia* und *Dionaea* vorkommt.

Hier zeigt *Dionaea* noch insofern ein besonderes, charakteristisches Verhalten, als hier jeder neue Reiz, der die Amplitude vergrößert, ihr auch einen größeren Zuwachs liefert, als der vorhergehende war (nach Burdon-Sanderson 1877 p. 414 ff.). Dem entspricht ganz das von Richet (1879 p. 549) abgebildete Verhalten des Krebsscherenmuskels, dessen Zuckungstreppe gleichfalls zunehmende Stufen zeigt. In diesem Falle ist also die rektorische Stimmung derart, daß ein neuer gleich starker Reiz eine weit größere Aktivierung motorischer Mittel bedingt als der vorhergehende.

Anders liegt die Sache bei *Oxalis* und *Amicia;* der zweite (ob gleich starke oder unbedeutend stärkere?) Reiz löst eine neue kleinere Amplitude aus. Hier tritt in der ersten Reaktion schon fast die ganze Reizkette, soweit sie durch die Reizgröße überhaupt ausgelöst werden kann, ins Spiel.

Bei *Mimosa* schließlich treten unter normalen Umständen die motorischen Fähigkeiten überhaupt voll in Aktion[1]), und daher ist es verständlich, daß bei normaler Reaktion eine Vergrößerung der Amplitude auch durch sehr viel stärkere Reize schon deswegen nicht erzielt werden kann, weil die Bewegungsmittel fehlen.

Der Ablauf der Reizkette wird aber hier durch Narkose, durch zu große Jugend des Blattes und durch wiederholte Reizung dahin modifiziert, daß nun die Bewegungsmittel auch hier nicht voll in Tätigkeit gesetzt werden[2]);

---

[1]) Da wir die Stimmung der Pflanze, die die Intensität der Reaktion bedingt, als „rektorische“ bezeichneten, könnten wir an dieser Stelle auch bei *Amicia* und bei *Mimosa* von der normalen rektorischen Stimmung reden.

[2]) Eine Möglichkeit wäre natürlich, daß in diesem Falle unvollständige oder teilweise verlegte Reizbahnen vorlägen, doch ist diese Annahme bei der elektrischen Reizung wohl wenig wahrscheinlich (wie schon auf der vorigen Seite gesagt worden ist).

dann entstehen auch hier submaximale Auslösungen. Wir müssen den Grund davon also ganz in diesem Teil des Reizvorganges suchen, und können daher den Pfefferschen Ausdruck (1904 p. 442), daß bei *Mimosa* submaximale Auslösungen erzielbar seien, wenn die „Sensibilität" herabgesetzt sei, höchstens im vorhin angedeuteten Sinne gelten lassen[1]).

Daß hier dann die Reizsteigerung so bedeutend sein muß, damit die neue Auslösung zu Stande komme, ist in diesem Zusammenhange weniger wichtig und wurde vorhin (p. 348 f.) schon betrachtet.

Durch diese Darlegungen sind wir gleichzeitig in die Nähe des Begriffes der „Reaktionsfähigkeit" gelangt.

Es ist hier natürlich der eine Faktor eine conditio sine qua non, nämlich das Vorhandensein motorischer Fähigkeiten. Aber was als „Reaktionsfähigkeit" gefaßt ist, ist gleichzeitig durch die rektorischen Prozesse mit bedingt.

So ist es unzweifelhaft ungenau, wenn Jost (1904, p. 635) sagt, daß die Kleinheit der Amplitude bei den an Mimosen während der Reaktion neu ausgelösten Reaktionen auf noch unvollständig wiederhergestellter Reaktionsfähigkeit beruhe. Freilich kann nicht gleich wieder eine volle Bewegungsgröße erwartet werden, und daß die erste neu ausgelöste Bewegung auch nicht so tief hinabgeht, wie die ursprüngliche Bewegung, wäre auch nicht zu verwundern. Aber daß in meiner Kurve IVb (p. 330) die Reaktionen so ungleich sind, muß doch nachdenklich machen. Wie kann z. B. mangelnde motorische Fähigkeit es bedingen, daß die Senkung um $9^h 36'$ kleiner als die um $9^h 31'$ ist, weshalb sollen die nach $9^h 50'$ erfolgenden Reaktionen wieder größer, und vor allem weshalb die nach $10^h 10'$ wieder kleiner sein? Vollends der folgende Versuch läßt eine andere Auffassung, als daß die Zwischenglieder der Reizkette die Größe dieser Amplituden bestimmen, kaum zu.

Versuch 18.

Mimosa Speggazinii. 2. 8. 05. Temperatur: 22,5°. Leichte Bewölkung.

Zeit	Reizstärke	Stellung vor der Reizung	Stellung nach der Reizung	Wann gemessen?
$3^h 47'$	2 × 23,3 Sek. Int.	102°	71°	tiefste Stellung
$3^h 51'$	1 × 23	78°	74,5°	„ „
$3^h 55'$	2 × 23	81°	78°	„ „
$3^h 59'$	3 × 23	83°	81°	„ „
$4^h 03'$	20 × 23	86°	87°	nach 40 Sekunden
$4^h 07'$	20 × 23	91,5°	92,5°	„ „ „
$4^h 11'$	20 × 23	94,5°	95°	„ „ „
$4^h 15'$	20 × 23	96°	96°	„ „ „
$4^h 19'$	20 × 23	96°	96°	„ „ „
$4^h 23'$	20 × 23	96°	96°	„ „ „

[1]) Es ist bemerkenswert, daß die submaximalen Amplituden unter den gleichen Bedingungen auftreten, wie die Vergrößerung der Latenz: in narcosi und nach wiederholter starker Reizung. Auch nach langem Aufenthalt in niederen Temperaturen

Wir müssen also die „Reaktionsfähigkeit" als einen sehr komplexen Begriff auffassen, der außer durch die motorischen Fähigkeiten durch die Zwischenglieder bestimmt ist. Es ist daher an sich empfehlenswert, nur dann diesen Ausdruck zu gebrauchen, wenn man die rein motorische Seite im Auge hat, jedoch ist eine solche Scheidung bei diesem empirischen Begriff nur selten möglich.

3. Die Reaktion.

Eine Beeinflussung der motorischen Vorgänge liegt mit ziemlicher Sicherheit rein wohl nur in dem Falle vor, in dem der Teil der Reaktion verändert ist, den wir bei der Sinnpflanze als „Aufstieg" bezeichneten, also bei der Rückregulation. So mag die nach wiederholter starker Reizung eintretende Verlangsamung und in ganz entsprechender Weise die Steigerung der Geschwindigkeit der Bewegung mit steigender Temperatur eine derartige rein motorische Beeinflussung sein.

Beim ersten Teil der Reizbewegung, beim „Abstieg" oder der eigentlichen Reaktion, die den Abschluß der Reizkette bildet, ist die Entscheidung weit schwieriger, wie wir im vorigen Abschnitte schon versuchten anzudeuten; hier ist es wohl nur die Geschwindigkeit der Bewegung, aus deren Veränderung auf eine Modifikation der motorischen Funktionen geschlossen werden kann.

Die beiden Teile der Reizbewegung sind aber von einander recht unabhängig, wenn auch der zweite Teil die Folge des ersten ist. Dies zeigt z. B. die bei *Mimosa* zur Beobachtung kommende Erscheinung der Lähmung, die auf einem gegenüber dem normalen Verhalten verzögerten Eintreten der Rückregulation beruhen muß; ferner der Umstand, daß unter gewissen Umständen, wie bei dem dauernden Narbenschlusse bei *Mimulus* infolge von Bestäubung (Gärtner 1844 p. 290, und Burk 1902) die Rückregulation ganz ausbleibt[1]).

Wir wenden uns nun den Wechselwirkungen zu, die teils zwischen einer konstanten Größe, der Elastizität der Zellwände, und einer variablen, der Turgorenergie, bestehen, — so bei den Cynareenfilamenten, teils zwischen

nahm die Latenz zu, also in Fällen, in denen Pfeffer (1904 p. 442) die Möglichkeit, submaximale Auslösungen zu erhalten, angibt; ob bei jungen Blättern auch Latenzvergrößerung eintreten kann, weiß ich nicht. Jedenfalls gibt aber dies Zusammentreffen zu denken, — es wird wohl kaum zufällig sein.

[1]) Auf welchen energetischen Mitteln beide Reaktionen, Ab- wie Aufstieg, beruhen, ist eine Frage, die uns, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, hier nicht weiter interessiert. Freilich hat nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse von der großen Rolle der Fermente die von Pfeffer (1890 p. 325 ff.) neben anderen denkbaren Möglichkeiten angeführte Art und Weise, daß das rapide Sinken des Turgors und die Wiederherstellung des alten Zustandes bei den „Variationsbewegungen" (Pfeffer 1875 p. 1.) infolge chemischer Umsetzungen, wie Polymerisationen und Spaltungen vor sich gehe, sehr große Wahrscheinlichkeit für sich, weil mittels Enzymen solche Wirkungen schnell erzielt werden könnten.

zwei variablen Größen, — so in den Blattgelenken. Nur im zweiten Fall ist die Frage nach dem genaueren Verhalten der Antagonisten zu erörtern.

Wenn auch speziell bei *Mimosa* durch Pfeffers Untersuchungen (1873) klargelegt ist, daß die untere Gelenkhälfte bei der Reizreaktion an Volumen abnimmt, während das Volumen der oberen unverändert bleibt, so ergibt sich doch die Frage, ob die obere Hälfte nicht auch durch den Reiz beeinflußt wird. Bestimmungen der Biegungsfestigkeit können nur die Differenz der Expansionskraft beider Hälften zeigen, nicht aber über den Verlauf des Vorganges im einzelnen etwas aussagen. Ebensowenig gibt uns der Verlauf der normalen Reaktion ein Kennzeichen: schon über die Geschwindigkeit der Ab- und Zunahme des Turgors in jedem einzelnen Falle kann sie uns keine genaue Auskunft geben, da die Kompression der unteren (und oberen) Gewebshälfte beim Ab- (und Auf-)stieg die Geschwindigkeit verändern muß.

Nur einige wenige Beobachtungen lassen die Frage aufwerfen, ob nicht auch die obere Polsterseite auf Stoßreize durch Erschlaffung reagiere, wenn auch nur in geringem Maße.

So gibt Bert (1866 p. 27 des Sep.) an (was Pfeffer 1873 p. 58, Anm. 1 wohl nur wiederholt), daß an umgekehrten Pflanzen, deren untere Gelenkhälfte entfernt worden sei, auf Reizung der Blattstiel sich um 5° gesenkt habe; er selbst hält freilich die Resultate nicht für einwandfrei. Ich beobachtete zweimal, daß der Blattstiel auf Reize hin sich hob, anstatt sich zu senken. So eines Morgens mehreremale hintereinander an einem Blatt einer *M. pudica* nach einer sehr kalten Nacht. Die Hebungen betrugen nur wenige Grade, gingen aber viel schneller vor sich als sonst etwaige autonome Hebungen, mit denen sie infolgedessen nicht verwechselt werden konnten. Im weiteren Verlauf des Tages reagierte das Blatt wieder normal.

Wenn auch allzuviel Gewicht diesen wenigen Beobachtungen nicht wohl beizulegen ist, regen sie doch die Frage an, ob nicht auch die obere Polsterhälfte nach Reizen erschlaffe. Diese Frage erhebt sich auch bei den Oszillationen. Das Vorhandensein der letzteren steht fest, die theoretischen Einwände Schwendeners (1897, p. 240 d. ges. Schr.) können demgegenüber nichts besagen. Es ist hier aber die Frage aufzuwerfen, ob bei den Oszillationen beide Gelenkhälften oder nur eine beteiligt sind. Biegungsfestigkeitsmessungen sind mir leider bei keiner einzigen Oszillation geglückt, so daß auch dieser Anhalt fehlt.

Auch daß Oszillationen und periodische Bewegungen unabhängig von einander verlaufen, kann uns sicheren Entscheid nicht geben. Wir müssen daher diese Frage offen lassen.

Ein ganz anderes Problem ist das, wodurch denn überhaupt diese Oszillationen bedingt sind. Aller Wahrscheinlichkeit nach stellen sie einen Teil der Reaktion dar, und sind nicht etwa zufällig zur gleichen Zeit einsetzende autonome Schwankungen; das zeigt uns einmal, daß Amplitude und Geschwindigkeit mit der Zeit abnehmen, und ferner, daß beide viel größer

sind, als bei irgend einer sonst beobachteten autonomen Bewegung. Infolgedessen ergibt sich die Frage, weshalb diese Rückregulation nicht mit Erreichung der Normallage abgeschlossen ist, sondern sich darüber hinaus fortsetzt, und wodurch die Pflanze veranlaßt wird, diesen Zustand wieder zu beseitigen und schließlich erst nach mehrfachem Hin und Her zur Ruhe kommt.

Doch gelangen wir damit in ein Gebiet, das, bis jetzt jedenfalls, nur der philosophischen Spekulation offen steht.

Zusammenfassung.

A. Neben kritischen Bemerkungen zur Methodik der Versuche wurden bei den untersuchten Pflanzen im Vorstehenden Einzelheiten über den Verlauf des Reizvorganges gegeben. Von diesen mögen folgende hervorgehoben werden:

I. Bei *Mimosa* war die Benutzung des Schlitteninduktoriums zur Reizung wertvoll. Es ergab sich:

1. Die Reaktionszeit („Latenz“) beträgt meistens nur Bruchteile einer Sekunde, kann aber bis über 9 Sekunden anwachsen.
2. Wiederholte Reize erniedrigen anfangs die Schwelle, erhöhen sie aber weiterhin. Die Zeit, die verfließt, bis die Schwelle wieder den alten Wert hat, ist als „Relaxationszeit“ zu bezeichnen und beträgt mindestens 2, ist jedoch meistens größer als 5 Minuten.
   a) Summation: die anfängliche Erniedrigung der Schwelle bewirkt, daß dicht unter der Schwelle liegende Reize, die in genügend schnellem Rhythmus wiederholt werden, sich derart addieren können, daß die Reaktion ausgelöst wird; zwischen den einzelnen Reizen können bis zu 5 Sekunden liegen.
   b) Innerhalb der Relaxationszeit aufeinander folgende Reize von der Stärke des wirksamen beeinflußen den Verlauf der von ihm ausgelösten Reaktion in keiner Weise.
   c) Ist in diesem Falle die Reaktionsfähigkeit erhalten geblieben oder wiederhergestellt, dann ist auch die Pflanze nicht „unempfindlich“, denn eine Verstärkung des Reizes, (soweit sie ohne Schädigung der Pflanze bewerkstelligt werden kann) löst eine neue Reaktion aus.
3. Submaximale Auslösungen sind in narcosi, an jungen Blättern und dann zu erhalten, wenn wiederholte starke Reize vorangegangen sind. Der zweite, die Reaktion vergrößernde, Reiz muß erheblich stärker als der erste sein; die neue Reaktion findet in einer Weise statt, daß man eine kontinuierliche Reihe von der normalen Reaktion bis zur „Lähmung“ aufstellen kann.
4. Narkose erhöht die Schwelle, scheint sie aber anfangs vorübergehend zu erniedrigen.

II. Ob der bei *Amicia* und *Oxalis* infolge dauernder Reizung eintretende „Tetanus“ schließlich doch zurückgeht, ist zwar nicht unwahrscheinlich,

läßt sich aber mit Sicherheit nicht behaupten; eine unzweideutige Entscheidung können nur Versuche geben, bei denen die Reizstärke wirklich unverändert bleibt, Beleuchtung (und wohl auch Temperatur) konstant und Periode (und autonome Bewegungen) ausgeschaltet sind.

III. Bei den Cynareenfilamenten und *Mimulus*narben wurden zwei Arten submaximaler Auslösungen beobachtet:
   1. lokal beschränkte, in denen sich nur die nächste Umgebung der gereizten Stelle des Filaments (bezw. der Narbe) verkürzte,
   2. lokal nicht beschränkte, welche aber von geringerer Ausgiebigkeit sind als sonst.

IV. Bei den Cynareenfilamenten dienen die Trichome nicht als „Perzeptionsorgane", sondern höchstens als „Stimulatoren" (im Sinne Haberlandts).

B. Aus der Diskussion sei noch hervorgehoben:

Transitorische Reize sind solche, in denen die Reizschwelle durch die Geschwindigkeit der Änderung irgend einer Außenbedingung bestimmt wird, stationäre solche, wo die Dauer und Intensität irgend eines äußeren Einflusses die Reizschwelle bestimmt. Bei beiden scheint die „Perzeptionszeit" außerordentlich, vielleicht unendlich klein zu sein, der Begriff der „Präsentationszeit" kommt nur bei den stationären, nicht aber bei den transitorischen Reizen in Betracht.

Verzeichnis der Literatur,

die im Text zitiert wurde[1]).

1907 Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. für wiss. Bot. 44, p. 57 ff.

1866 Bert, P., Recherches sur les mouvements de la Sensitive (*Mimosa pudica* L.). Mémoires de la société des sc. phys. et nat. de Bordeaux. 1866, cah. 3 (Sep. Paris 1867).

1870 — Recherches sur les mouvements de la Sensitive (*Mimosa pudica* L.). Mémoires de la société des sc. phys. et nat. de Bordeaux. Tome VIII.

1895 Biedermann, Elektrophysiologie, Jena 1895.

1848 Brücke, E., Über die Bewegungen von *Mimosa pudica*. Archiv f. Anat. und Physiol., herausgeg. von J. Müller, 1848, p. 434 ff. (Ostwalds Klassiker No. 95).

1877 Burdon-Sanderson, J. and Page, F. I. M., On the mechanical effects and on the electrical disturbance of the leaf of *Dionaea muscipula*. Proceedings of the Royal Society 25, p. 411 ff.

1902 Burk, W., On the irritable stigmas of *Torrenia Fournieri* and *Mimulus luteus* etc. Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Proceedings of the section of Sciences. Meeting of Saturday Sep. 20, 1901. (zit. nach dem Ref.: Bot. Zentralblatt 89, p. 645 f.).

1898 Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 32, p. 175 ff.

1835 Dassen, M., Verhandeling ter beantwoording der vrage: wat weet men met zekerheid van de bewegingen etc. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem 22, p. 208 ff. (Ref.: Wiegmanns Archiv 4, p. 214 ff. und 345 ff.)

1905 Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Botanik 41, p. 221 ff.

1907a — Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen, Wiesbaden 1907 (Sep. aus: Ergebn. d. Physiol., herausgeg. von Asher und Spiro 4 u. 5).

[1]) Für die Einleitung benutzt wurden außer den im Text erwähnten Quellenschriften u. a. die historischen Übersichten bei Dassen (1835 p. 211 ff. und p. 324 ff.) und Pfeffer (1873 p. 1 ff., 1875 p. 163 ff.) und in Nolls Vortrag über das Sinnesleben der Pflanzen (Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1896 p. 169 ff.), die Geschichten der Botanik von Meyer (4 Bände, Königsberg 1854—57) und Sachs (München 1875). Über Theophrast speziell verweise ich auf Kirchner (Jahrb. f. klass. Philol., 7. Suppl. p. 449 ff., 1874).

1907b Fitting, H., Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Botanik 44, p. 177 ff.

1844 Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse etc. Stuttgart 1844.

1898 Haberlandt, G., Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* DC. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Suppl. 2, p. 33 ff.

1901 — Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901 (2. Aufl. 1906).

1893 Hansgirg, Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.

1905 Hermann, L., Lehrbuch der Physiologie. 13. Aufl., Berlin 1905.

1867 Hofmeister, W., Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

1903 Hosseus, C. C., Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen usw. Dissertation Leipzig.

1897 Jost, L., Über die periodischen Bewegungen von *Mimosa pudica* im dunklen Raume. Bot. Zeit. 55, p. 17 ff.

1904 — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

1906 Juel, H. O., Einige Beobachtungen an reizbaren Staubfäden. Botaniska Studier, tillägnade F. R. Kjellman. Uppsala 1906.

1861a Kabsch, W., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane. Bot. Zeit. 19.

1861b — Anat. und physiol. Untersuch. über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeit. 19.

1898 Kionka, „Narcose“. In der Realencyclopädie der ges. Heilkunde, Bd. 16. p. 425 ff. 3. Aufl.

1902 Kobert, R., Lehrbuch der Intoxicationen 1. Bd. Stuttgart 1902.

1906 — „ „ „ „ 2. Bd. Stuttgart 1906.

1905 Košanin, N., Über den Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter. Leipziger Dissert.

1905 Linsbauer, K., Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*filamente. Sitzgsber. der Kais. Akad. der Wiss. in Wien 114, Abt. 1, p. 809 ff.

1906 —, L. & K., Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*filamente mit Bemerkungen über Stoßreizbarkeit (2. Mitt.). Sep. aus Sitzgsber. der Kais. Akad. der Wiss. in Wien 115, Abt. 1, Dezember 1906.

1887 Oliver, F. W., Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Ber. d. D. bot. Ges. 5, p. 162 ff.

1901 Overton, E., Studien über die Narkose. Jena 1901.

1873 Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1873.

1875 — Die periodischen Bewegungen der Blattorgane, Leipzig 1875.

1877 — Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877.

1885 — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuchungen aus d. bot. Inst. zu Tübingen 1, Heft 4, p. 483 ff.

1890 — Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen etc. Abh. math.-phys. Klasse der K. S. Ges. d. Wiss. 16, No. II, p. 185 ff.

1897 — Pflanzenphysiologie. 1. Bd. Leipzig 1897.

1904 — „ „ 2. Bd. Leipzig 1904.

1906 Pringsheim, E., Reizsummation beim Heliotropismus. Jahresbericht der Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur 1906, 2. Abteilung; Zool.-Botan. Sektion, p. 37 ff.

1879 Richet, in: Archives de physiologie normale et pathologique 6, Sér. 2. p. 522 ff.

1894 Rothert, W., Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen 7, 1; p. 1 ff.

1904 — Über die Einwirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Botanik 39, p. 1 ff.

1863 Sachs, J., Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora 21 (46), p. 449 ff. (No. 29—32).

1877 Schenkemeyer, G., Über die Kontraktion der Filamente von *Centaurea*. Breslauer Dissertation.

1895 Schilling, A. J., Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blätter von *Mimosa pudica*. Jenaer Zeitschrift f. Naturwissenschaften 22, p. 47 ff.

1897 Schwendener, S., Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. Sitzungsberichte d. Berl. Akad. d. Wiss. p. 228 ff., 1897. (Ges. bot. Mitt. 2, p. 211 ff., Berlin 1898.)

1905 Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 3. Aufl., 2. Bd.

1902 Wundt, W., Grundzüge der physiologischen Psychologie. 5. Aufl., 1. Bd. Leipzig 1902.

Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen.

Von **Hans Voigtländer.**

Die Untersuchungen über das Gefrieren der Pflanzen und die Aufdeckung der dabei in Betracht kommenden Gesetze haben in neuerer Zeit wesentliche Fortschritte gemacht. Nachdem durch Arbeiten von H. Müller-Thurgau[1]), sowie durch die Monographie von Molisch[2]) die Frage nach dem Erfriertod der Pflanzen ventiliert und die Ursache für diesen wesentlich auf physikalische Grundlage gestellt war, insofern als eine Gleichsetzung von Gefriertod und Austrocknungstod behauptet wurde, ist diese Anschauung vor allem durch Mez[3]) und die auf seine Anregung gemachten Arbeiten von Apelt[4]) und Rein[5]) erschüttert worden. Es wurde gezeigt, daß die Grundlagen, auf denen die physikalisch-mechanische Erfrierhypothese begründet war, nicht genügen. Insbesondere hat Mez[6]) darauf hingewiesen, daß die Menge des sich bildenden Eises in einer gefrierenden Pflanze keineswegs parallel mit dem Temperaturabfall geht. Es gibt viele Pflanzen, welche tief unter der Erstarrungstemperatur der eutektischen Lösung ihres im Zellsaft gelösten Salzgemisches erfrieren.

Durch Apelt[7]) wurde nachgewiesen, daß bei der Kartoffel, dem Typobjekt, welches zur physikalisch-mechanischen Gefrierhypothese geführt hatte, ein zwar kleines, aber mit feinen Instrumenten stets mit Sicherheit meßbares Intervall zwischen Gefrierpunkt und Erfrierpunkt liegt, sodaß also die von den vorhergehenden Autoren behauptete Übereinstimmung dieser beiden Punkte in Wirklichkeit nicht vorhanden ist.

---

[1]) H. Müller-Thurgau in Landwirtschaftl. Jahrbüchern IX (1880), XV (1886).

[2]) H. Molisch, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen (Jena 1897).

[3]) C. Mez, Flora oder Allgemeine bot. Zeitung, 94. Bd. (1905), Heft I.

[4]) A. Apelt, Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel (in Cohns Beiträgen 1907).

[5]) R. Rein, Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen, in Zeitschrift für Naturwissensch., Bd. 80 (1908).

[6]) Mez, l. c. p. 92.

[7]) Apelt, l. c. p. 17.

Daß auch andere physikalische Bedingungen die Lage des Erfrierpunktes nicht bestimmen, hat Apelt[1]) insofern nachgewiesen, als nach seinen Untersuchungen der osmotische Druck in den Zellen keinerlei erkennbaren Einfluß auf die Lage des Erfrierpunktes besitzt.

Durch Rein[2]) wurden die Untersuchungen über das Verhältnis von osmotischem Druck und Erfrierpunkt in ausgedehnterem Maße fortgesetzt und bei einer größeren Anzahl von Pflanzen geprüft. Der von Apelt gefundene Satz fand seine Bestätigung.

Ferner fügt die Arbeit Reins[3]) unserer Erkenntnis den Satz hinzu, daß auch die Zellengröße, d. h. die kapillare Spannung, welche in dem Zellsaft herrscht, keinen erkennbaren Einfluß auf die Lage der Erfrierpunkte besitzt.

Dagegen wurde durch die Arbeit von Mez[4]) sowie durch die beiden zitierten Arbeiten scharf darauf hingewiesen, daß es sich beim Kältetod ebenso wie beim Hitzetod des Protoplasmas einzig und allein um spezifische Eigenschaften der Protoplasten der einzelnen Spezies handelt.

Diese Anschauung fand eine bedeutsame Bekräftigung durch den von Apelt[5]) geführten Nachweis, daß der Erfrierpunkt durch die vor dem Experiment auf die Pflanzen einwirkenden Wärmeverhältnisse variiert werden kann, sowie durch die Entdeckung Reins[6]), daß diese Variationsfähigkeit allein den Pflanzen kälterer Klimate, nicht aber denen der Tropen zukommt. Abgesehen von diesen kurz skizzierten Resultaten, ist für die Lehre vom Erfrieren der Pflanzen der von Rein[7]) experimentell festgestellte Satz von Wichtigkeit, daß keine Tropenpflanze, auch keine der allerempfindlichsten Arten, über —2° erfriert.

Um diesen Satz richtig zu verstehen und um ihn insbesondere mit den von früheren Autoren, vor allem von Molisch[8]) gewonnenen experimentellen Resultaten, daß Kältetod tatsächlich bei manchen Pflanzen schon über dem Nullpunkt eintritt, in Einklang zu bringen, war es notwendig, die bereits von Mez[9]) und Apelt[10]) gegebene Definition des Erfriertodes wieder aufzunehmen und scharf zwischen dem eigentlichen Erfriertod und einem den Beschluß einer infolge der Kälte eintretenden längeren oder kürzeren Krankheit bildenden Tode zu unterscheiden.

Abgesehen von den hier zitierten Arbeiten ist in der Zwischenzeit noch eine weitere von Gorke[11]) erschienen, welche sich insofern auf die physikalisch-mechanische Erfriertheorie stützt, als sie den Erfriertod zwar nicht in einem Ausfrieren des Wassers aus dem Protoplasma, wohl aber in einem Aussalzen der für das Leben notwendigen Eiweißstoffe sieht, also zwar die

---

[1]) Apelt, l. c. p. 20 ff. [2]) Rein, l. c. p. 9 ff. [3]) Rein, l. c. p. 18.
[4]) Mez, l. c. p. 96. [5]) Apelt, l. c. p. 12 ff. [6]) Rein, l. c. p. 27 ff.
[7]) Rein, l. c. p. 25. [8]) Molisch, l. c. p. 49—65.
[9]) Mez, l. c. p. 120, Anmerkung. [10]) Apelt, l. c. p. 6.
[11]) H. Gorke, Über chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen, in Landwirtschaftlichen Versuchsstationen LXV, p. 149.

nicht mehr haltbare Theorie, daß der Erfriertod durch Ausfrieren des Wassers zustande komme, verläßt, an ihre Stelle aber eine außerordentlich ähnliche setzt, die sich auf die schwerst faßbaren und chemisch noch wenig bekannten Körper in der Pflanze, die Eiweißstoffe, bezieht.

Die Gesamtheit dieser Arbeiten hat gezeigt, daß bezüglich der theoretischen Grundlagen unsere Kenntnisse über das Erfrieren der Pflanzen noch in einer Anzahl von Punkten nicht genügend geklärt sind, und die Untersuchung mehrerer hierhergehöriger Fragestellungen wurde mir von Herrn Prof. Mez übertragen.

Die wichtigste Frage, welche ich zu behandeln hatte, war die, welchen Einfluß die Unterkühlung auf den Kältetod der Pflanzen ausübt. Ferner war es meine Aufgabe, einen Überblick über das Unterkühlungsphänomen in der Pflanze und den Grund seines Auftretens respektive Nichtauftretens zu erhalten. Bereits von früheren Autoren, insbesondere von Molisch[1]), gewonnene Resultate ließen es ferner wünschenswert erscheinen, darüber Klarheit zu bekommen. inwiefern die Gefrierpunkte und Erfrierpunkte verschiedener Gewebe innerhalb eines und desselben Pflanzenkörpers differieren. Endlich wurde die Frage, ob bei dem Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen tatsächlich ein Aussalzen von Eiweißstoffen oder auch Fermenten irgendwie in Betracht kommt, einer experimentellen Prüfung unterworfen.

Die Bedeutung der Unterkühlung für den Kältetod der Pflanzen.

A. Das Unterkühlungsphänomen bei den Pflanzen.

a) Allgemeine Ausführungen über die Bedingungen für das Eintreten der Unterkühlung.

Über die Unterkühlung in Geweben der höheren Pflanzen wissen wir im allgemeinen nur[2]), daß sie bei Abkühlungsexperimenten außerordentlich häufig eintritt, und daß die Erforschung dieser Verhältnisse auf besondere Schwierigkeiten stößt, weil man im großen ganzen das Vermeiden oder Eintreten des Unterkühlungsphänomens nicht genügend in der Hand hat.

Um sich über die Unterkühlung von Pflanzenteilen Klarheit zu verschaffen, genügt es niemals, wenige Experimente zu machen, sondern nur eine sehr große Anzahl gibt die Möglichkeit, die Störungen, welche das Eintreten und die Tiefe der Unterkühlung beeinflussen, einigermaßen zu beseitigen.

Insbesondere ist es nicht möglich, wie Bachmetjew[3]) tut, auf regelmäßiges Ansteigen und Abfallen des Unterkühlungsgrades (vgl. p. 364) zu

[1]) Molisch, l. c. p. 30—33.

[2]) Müller-Thurgau in Landwirtschaftl. Jahrbüchern IX, p. 145, XV, p. 486; Molisch, l. c. p. 18; Mez, l. c. p. 98.

[3]) Bachmetjew, Experimentelle entomologische Studien I, p. 89 ff. (Leipzig 1901) und Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 67, p. 59 ff. (1900).

schließen, wenn man nur einige wenige Versuche angestellt hat. Die Angaben, die ich im folgenden mache, beziehen sich für jedes Objekt auf Serien von mindestens 50 Versuchen. Durch die große Zahl dieser Versuche hoffe ich über die Unsicherheit, welche auf dem Gebiete des Unterkühlungsphänomens der Pflanzen herrscht, hinweggekommen zu sein.

Für die Flüssigkeiten gilt der Satz, daß sie nicht tiefer unterkühlt werden können, als daß der bleibende Wärmerest noch genügt, um beim Gefrieren durch Produktion von Wärme die spezifische Gefriertemperatur wiederherzustellen[1]. Die Bemerkung Bachmetjews[2], daß die Unterkühlung des Wassers, wie die Berechnung zeige, nur dann einen Anstieg beim Kristallisieren bis 0° erreicht, solange die Unterkühlung —80° nicht unterschreitet, — sei dies der Fall, so könne der Anstieg nur bis zu Temperaturen unter 0° gehen — ist in dieser Form nicht richtig.

Mit der Frage nach den in Organismen häufig sich zeigenden, nach tiefen Unterkühlungen eintretenden Temperaturdefekten hat sich Mez eingehend beschäftigt und den Satz aufgestellt, daß die Menge der „thermisch passiven" Substanzen im Körper der Organismen (Zellwände und andere feste Körper) für die Höhe des nach Unterkühlung eintretenden Temperatur-Anstiegs bestimmend ist. Von der bei Kristallisation der Flüssigkeiten (thermisch aktiver Substanzen) freiwerdenden Wärme wird je nach dem Abkühlungsgrad und der Menge der thermisch passiven Substanzen ein Teil zu deren Erwärmung verwendet; die Flüssigkeit wird also bei der Eisbildung nicht die spezifische Temperatur erreichen. Daß Bachmetjew diese Überlegung außer acht gelassen hat, erklärt seine unrichtigen Angaben.

Bezüglich der Lösungen eines und desselben Salzes von verschiedener Konzentration ist, was den Übersättigungspunkt[3] anlangt (und diese Untersuchungen kann man ohne weiteres auf die Unterkühlung übertragen[4], da Übersättigung in keiner Weise einen Ausnahmezustand der Lösung bedingt)[5] durch Jaffé festgestellt worden, daß die Konzentration auf den Kristallisationspunkt — falls man die maximale Lebensdauer der übersättigten Lösung berücksichtigt — und damit auf den Unterkühlungspunkt keinen erkennbaren Einfluß besitzt. Doch bezieht sich dieser Satz nur auf durchaus homogene Flüssigkeiten, während jede Unterbrechung der Kontinuität durch Staubteilchen etc. in einer Lösung um so leichter die Erstarrung herbeiführt, je gesättigter sie ist[6]. Bei einer stark übersättigten Lösung genügen Staubteilchen von einer Kleinheit zur Einleitung des Kristallisationsvorganges, welche bei einer schwächer übersättigten Lösung die Erstarrung nicht einzuleiten vermögen[7].

---

[1]) Mez, l. c. p. 116. [2]) Bachmetjew, Entomolog. Studien I, p. 80.

[3]) G. Jaffé, Studien an übersättigten Lösungen, in Zeitschrift für Physikalische Chemie, Bd. 43 (1903), p. 575.

[4]) W. Ostwald, Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd. I, p. 1037.

[5]) W. Ostwald, Allg. Chemie I, 1038. [6]) G. Jaffé, l. c. p. 594.

[7]) G. Jaffé, l. c. p. 578.

Demnach ist die Ansicht Müller-Thurgaus[1]), wonach alle den Gefrierpunkt herabsetzenden Einflüsse, speziell auch die wachsende Konzentration der Lösungen, gleichfalls den Unterkühlungspunkt erniedrigen sollen, nicht zutreffend.

Sehen wir von der theoretischen Stellung des Problems ab und betrachten die Verhältnisse, wie sie in der Pflanze resp. im Zellsaft derselben vorliegen, so heißt das: Die Unterkühlung wird experimentell um so weniger tief getrieben werden können, je konzentrierter der Zellsaft ist, denn je gesättigter eine Lösung ist, um so geringere Störungen genügen, um die Kristallisation herbeizuführen[2]).

Wie diese Verhältnisse in der Pflanze liegen, davon wissen wir, abgesehen von einigen Angaben, die sich bei Mez[3]) finden, noch so gut wie nichts. In seinen Untersuchungen, welche das Unterkühlungsphänomen nur streiften, hat Mez festgestellt, daß die Unterkühlung der Säfte und Pflanzen gehindert resp. gemindert werde durch Luftgehalt der Zellsäfte, sowie durch einen Gehalt an schleimigen und gummiartigen Substanzen.

Diese Andeutungen nachzuprüfen und die gewonnenen Resultate zu erweitern, war von allgemeinerem Interesse.

b) Einfluß von Abkühlungsgeschwindigkeit und Erschütterungen auf die Unterkühlung in Pflanzen.

Will man das Unterkühlungsphänomen studieren, so wird man sich vor allem erst mit der Wirkung äußerer Einflüsse bekannt zu machen suchen, um durch sie entstehende Fehler möglichst vermeiden zu können.

Von vielen wird als hauptsächlichstes Moment die Abkühlungsgeschwindigkeit in Betracht gezogen. Nach vielen Angaben von physikalischer Seite[4]) ist langsame Abkühlung der Unterkühlung förderlich. Doch ist dieser Einfluß einer durch ungleichmäßige Abkühlung — das Gefäß mit der zu unterkühlenden Flüssigkeit tauchte direkt in die Kältemischung — bedingten Veränderung lokaler Temperatur-, Druck- und Konzentrationsverhältnisse zuzuschreiben, die einen Einfluß haben auf die Verschiebung der Grenze metastabil-labil[5]). Füchtbauer[6]), der mit reinen Stoffen und verdünnten Lösungen arbeitete, vermochte einen Einfluß der Abkühlungsgeschwindigkeit nicht zu konstatieren.

Von Forschern, die das Unterkühlungsphänomen an Organismen studiert haben, spricht sich Müller-Thurgau[7]) dahin aus, daß die Unterkühlung

---

[1]) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrbüchern IX, p. 185.

[2]) G. Jaffé, l. c. p. 594. [3]) Mez, l. c. p. 104.

[4]) S. u. a. Schaum u. Schönbeck, Drudes Annalen 8, p. 654; Rüdorff, Poggendorfs Annalen 115, p. 59.

[5]) W. Ostwald, Allgemeine Chemie II, p. 775.

[6]) Füchtbauer, Freiwillige Erstarrung unterkühlter Flüssigkeiten, in Zeitschrift für Physikalische Chemie, Bd. 48 (1904), p. 558.

[7]) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrbüchern IX (1880), p. 159.

proportional der Abkühlungsgeschwindigkeit steigt. Daß ich mich dieser Ansicht nicht anschließen kann, zeigen meine unten abgedruckten Tabellen; bei Müller-Thurgau ist über diesen Punkt, abgesehen von der ausgesprochenen Meinung, nichts positives, insbesondere nichts beweisendes zu finden. Beobachtungen führt er nicht an.

Am eingehendsten hat sich Bachmetjew[1]) mit der Feststellung der Beziehungen zwischen Unterkühlung und Abkühlungsgeschwindigkeit beschäftigt. Bachmetjew vergleicht den Unterkühlungsgrad — d. h. die Differenz zwischen dem Unterkühlungspunkt und dem normalen Erstarrungspunkt, bis zu dem die Temperatur bei der Eisbildung steigt — mit der Abkühlungsgeschwindigkeit. Nun kann aber von konstanter Abkühlungsgeschwindigkeit bei einem Unterkühlungsversuche, wie auch Bachmetjew[2]) schon betont, keine Rede sein; denn bei beginnender Unterkühlung geschieht der Temperaturabfall des Versuchsobjektes sehr rasch, verlangsamt sich aber vor allem bei tiefen Unterkühlungen gegen Ende des Versuches sehr, sodaß sich in der Nähe des Umkehrpunktes die Abkühlungsgeschwindigkeit, d. h. die Anzahl Temperaturgrade, um die das Objekt während einer Minute seinen Wärmezustand verringert, dem Werte 0 nähert. Dies Verhalten ist nicht nur theoretisch wenigstens teilweise verständlich, es tritt auch bei jedem Unterkühlungsversuche unzweideutig hervor. Ein Beispiel mag es erläutern. Bei einem Versuche mit *Verbascum phlomoides* brauchte das Objekt, um sich von 0^{0} bis $-1{,}86^{0}$ abzukühlen, 16 Sekunden, während es gegen Ende desselben Versuchs das gleiche Temperaturintervall von $-11{,}16^{0}$ bis $-13{,}02^{0}$ in 83 Sekunden, also in einem über fünfmal so großen Zeitraum, zurücklegte. Der Einfluß der verschiedenen Temperaturdifferenz zwischen Objekt und Kältemischung zu Anfang und gegen Ende des Versuchs kommt für die Erklärung dieses Verhaltens zunächst in Betracht, vermag die Erscheinung aber meines Ermessens doch nicht völlig klarzustellen, da die benutzten Kältemischungen gewöhnlich eine Temperatur von -30^{0} bis -40^{0} C. aufwiesen, und außerdem auch bei geringeren Unterkühlungen, wo die Temperaturdifferenz zwischen Objekt und Kältemischung bei den starken Kältegraden der Mischung nicht in Frage kommt, die Abkühlungsgeschwindigkeit stark abnimmt, wie aus der umstehenden kleinen Tabelle I — sie gibt die Anzahl von Sekunden an, die das Objekt zur Zurücklegung der unter sich gleichen Temperaturintervalle braucht — hervorgeht.

Bachmetjew hat daher willkürlich als Abkühlungsgeschwindigkeit definiert: Die Anzahl Temperaturgrade, um die das unterkühlte Objekt seine Temperatur pro Minute erniedrigt, gerechnet von -4^{0} C. an[3]).

Die Ergebnisse seiner Untersuchungen — Bachmetjew machte seine Studien an Insekten — faßt er dahin zusammen,

[1]) Bachmetjew, Entomolog. Studien I, p. 90—112; ders., Zeitschrift für wissensch. Zoologie 67, p. 529 ff.

[2]) Bachmetjew, Entomolog. Studien I, p. 90.

[3]) Bachmetjew, Entomolog. Studien I, p. 91.

Tabelle I.

Anzahl der Sekunden, welche dazu nötig waren, die Temperatur des Objekts in dem darüberstehenden Temperaturintervall zu erniedrigen.

Objekt	Temperaturintervalle				
	0° bis −1,86°	−1,86° bis −3,72°	−3,72° bis −5,58°	−5,58° bis −7,44°	−7,44° bis −9,33°
Verbascum phlomoides .	5″	12″	14″	17″	25″
„ „ .	11″	14″	15″	17″	21″
Hedera Helix	7″	10″	12″	13″	—
„ „	15″	18″	18″	20″	29″
Yucca filamentosa . .	12″	14″	21″	24″	—
Helleborus hybridus. .	13″	13″	16″	18″	27″
„ „ . .	18″	18″	24″	27″	36″
Yucca filamentosa . .	8″	12″	13″	—	—
„ „ . .	9″	10″	14″	—	—
Papaver pinnatifidum .	16″	20″	24″	—	—

1. daß bei mittlerer Abkühlungsgeschwindigkeit der Unterkühlungsgrad der Insektensäfte je nach der Natur derselben ein Minimum oder Maximum aufweist,

2. daß die extremen Unterkühlungsgrade bei verschiedenen Insekten verschieden sind, die Extreme aller Objekte jedoch bei fast ein und derselben Abkühlungsgeschwindigkeit liegen.

3. Später[1]) findet Bachmetjew, daß verschiedene Maxima und Minima bei einem Objekt existieren, der Unterkühlungsgrad also eine periodische Funktion der Abkühlungsgeschwindigkeit sei.

Bei meinen Untersuchungen bin ich in genau der gleichen Weise wie Bachmetjew verfahren. Nur lag der Punkt, von dem an ich die Abkühlungsgeschwindigkeit rechnete, nicht bei — 4°, sondern bei — 3,7°. Dies lag in der Versuchsanordnung; da bei Aufstellung der Temperaturkurve die Zeit von 20 zu 20 Skalenteilen von der Uhr abgelesen wurde, und der Skalenteil — 40 einer Temperatur von — 3,7° C. entsprach, mußte diese Änderung getroffen werden. Die Thermonadel wurde lackiert und vor jedem Versuch mit einem Wattebäuschchen sehr sorgfältig gereinigt. Das Schutzglas wurde von drei zu drei Versuchen oder noch öfter mit absolutem Alkohol ausgespült, um die an der Gefäßwandung befindlichen Eiskriställchen, die eine vorzeitige Erstarrung verursachen konnten, zu entfernen. Das angespießte Objekt mit Watte zu umhüllen zur Erreichung möglichst tiefer Unterkühlungen[2]), kann ich nach den Erfahrungen, die ich besonders bei meinen Versuchen mit interzellularenreichen und schleimigen Objekten machte, nicht als ein die Unterkühlung förderndes Mittel ansprechen.

[1]) Bachmetjew, l. c. p. 110.

[2]) Kodis in Zentralblatt für Physiologie 12, p. 593 (1898); Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrbücher IX (1880), p. 118.

Die oben angeführten Sätze Bachmetjews habe ich bei Pflanzen nachgeprüft resp. zu bestätigen gesucht, jedoch in keiner Weise Beziehungen ähnlicher Art feststellen können.

Der größte resp. kleinste Unterkühlungsgrad liegt bald bei hoher, bald bei mittlerer, bald bei geringerer Abkühlungsgeschwindigkeit.

Tabelle II.

Objekt	Maximum des Unterkühlungsgrades Skalenteile	Abkühlungsgeschwindigkeit pro ′	Minimum des Unterkühlungsgrades Skalenteile	Abkühlungsgeschwindigkeit pro ′
Verbascum phlomoides . .	—77	9,5°	—31	9,5°
Hedera Helix	—56	6,3°	—15	6,7°
Yucca filamentosa . . .	—41	6,0°	—8	8,1°
Rumex obtusifolius . . .	—77	5,4°	—26	3,8°
Sedum spectabile . . .	—104	5,2°	—40	6,0°
Sedum purpurascens . .	—112	5,0°	—66	6,3°
Helleborus hybridus . .	—42	4,8°	—15	6,3°
Papaver pinnatifidum . .	—76	4,6°	—37	4,2°
Rhododendron canadense .	—41	4,4°	—17	3,9°

Daß hier weder Maxima noch Minima des Unterkühlungsgrades bei auch nur annähernd gleicher Abkühlungsgeschwindigkeit liegen, geht wohl klar hervor. Damit fallen zugleich die beiden anderen Gesetze Bachmetjews. Aber auch bei gleicher Abkühlungsgeschwindigkeit differiert der Unterkühlungsgrad meist sehr, wie die folgende Tabelle III (siehe Anhang) zeigt.

Bachmetjew hat dies bei einzelnen Objekten ebenfalls gefunden — teils weist seine Tabelle überhaupt keine Regelmäßigkeit[1]) auf, teils ist bei gleicher Abkühlungsgeschwindigkeit der Unterkühlungsgrad verschieden[2]), teils sind bei gleichem Unterkühlungsgrad sehr verschiedene Abkühlungsgeschwindigkeiten vorhanden[3]); er hat dies durch starke Individualität und mehr oder weniger vorgeschrittenes Entwicklungsstadium zu erklären versucht. Wer immer aber mit Unterkühlungsversuchen zu tun gehabt hat, wird mir zustimmen, wenn ich es für höchst wahrscheinlich halte, daß diese Unstetigkeiten durch äußere Zufälligkeiten bedingt sind, die bei reinen Salzlösungen nicht immer mit Sicherheit, bei der Untersuchung von Organismen aber sehr schwer fernzuhalten sind. Abgesehen von meinen bei Pflanzen gewonnenen durchaus abweichenden Resultaten stütze ich meine Ansicht darauf, daß die Zahl der von Bachmetjew jeweils mit einem Objekte unternommenen Versuche eine viel zu geringe war, um überhaupt ein sicheres Resultat zu ermöglichen. Er verfährt bei der Verwertung seiner Versuche ganz willkürlich, bisweilen zieht er Schlüsse aus zwei Versuchen[4]), ein andermal zieht er „aus Mangel

[1]) Bachmetjew, Entomolog. Studien I, p. 101 u. 94.
[2]) Ders. I, p. 104. [3]) Ders. I, p. 105, 106. [4]) Ders. I, p. 91, 92.

an Beobachtungsmaterial" bei drei Versuchen keine Schlüsse[1], ja er reiht die Beobachtungen (1 u. 3) von zwei verschiedenen Spezies aneinander, trotzdem er schon der geschlechtlichen Differenzierung innerhalb ein und derselben Spezies Einfluß auf den Unterkühlungsgrad zuschreibt[2]. Im Gegensatz dazu habe ich, wie oben bereits betont wurde, nirgends Angaben gemacht, die nicht auf eine große Anzahl von Versuchen (50 oder mehr bei demselben Objekt) begründet waren.

Da nach meinen Beobachtungen eine Gesetzmäßigkeit zwischen den besprochenen Größen nicht zu erkennen war, habe ich im weiteren Verlauf meine Versuche ohne Rücksicht auf die Abkühlungsgeschwindigkeit angestellt.

Einen weiteren viel umstrittenen Punkt bei dem Unterkühlungsphänomen bildet der Einfluß mechanischer Wirkungen, oder, was für unsere Zwecke bei Pflanzen nur in Betracht kommt, der Einfluß von Erschütterungen.

Schon Fahrenheit[3], der Entdecker des Unterkühlungsphänomens, fand, daß stark unterkühltes Wasser durch Erschütterungen zum Erstarren gebracht wird, schwach unterkühltes dagegen nicht. Jaffé[4] findet bei übersättigten Lösungen, daß sich verschiedene Stoffe teils indifferent gegen Erschütterung verhalten, teils eine Einwirkung erkennen lassen. Mez[5] konnte bei Pflanzen konstatieren, daß, hauptsächlich innerhalb zweier von ihm näher charakterisierter Labilitätszonen, ausgeübte Stöße den Kristallisationsvorgang bei Unterkühlung einleiten. Die eine Zone liegt nahe dem Gefrierpunkte, die andere nahe dem tiefsten Unterkühlungspunkte. Da ich bei meinen Versuchen fand, daß durch Aufstoßen und Rütteln der benutzten Pflanzenteile die Erstarrung nach der Unterkühlung eingeleitet wird, also die Angaben von Mez bestätigt fand, wurde bei den unten zu besprechenden Versuchen, ob die Pflanze in der Unterkühlung getötet wird, sehr vorsichtig verfahren. Nach möglichst tief getriebener Unterkühlung wurde das Objekt mit der Thermonadel aus der Kältemischung unter sorgfältiger Vermeidung von Erschütterungen gezogen und mußte sich, ohne zu erstarren, auf Zimmertemperatur wieder erwärmen, um dann auf seinen Lebenszustand untersucht zu werden. Die dauernde Beobachtung der Galvanometerskala bei der Abkühlung wie bei der folgenden Erwärmung läßt mit absoluter Sicherheit erkennen, ob Kristallisation der Zellsäfte eintritt oder vermieden wird.

c) Diskussion der Fehlerquellen, welche in der Verwundung der Objekte ihre Ursache haben.

Bei allen an pflanzlichen und tierischen Objekten ausführbaren Untersuchungen über das Unterkühlungsphänomen wird man, sofern wirklich die Innentemperatur der betreffenden Objekte zur Beobachtung gelangen soll,

[1]) Bachmetjew, Entomolog. Studien I, p. 108, 107. [2]) Ders. I, p. 116.
[3]) Gabriel Fahrenheit in Phil. Trans. 39, p. 78 (1724).
[4]) Jaffé, l. c. p. 588. [5]) Mez, l. c. p. 99.

einen leider nicht unwesentlichen Versuchsfehler nicht vermeiden können. Keine derartige Untersuchung kann ausgeführt werden, ohne daß eine Verwundung des Objektes eintritt. Mit jeder Verwundung ist selbstverständlich ein Ausfließen des Zellsaftes aus dem Innern der verletzten Zellen verbunden. Jede Änderung der molekularen Struktur dieser ausgetretenen Zellsaftteile, insbesondere jedes Gefrieren derselben, pflanzt sich aber, wie seit langem bekannt ist[1]), allseitig außerordentlich rasch durch Zellmembranen und Gewebe fort. Man kann durch kein Mittel partielles Gefrieren und partielle Unterkühlung eines zusammenhängenden Organismus erzielen. Tritt irgendwo Kristallisation ein, so ergreift diese das Untersuchungsobjekt in seiner ganzen Ausdehnung. Von dieser Eigenschaft der Pflanzenteile wurde z. B. von Apelt[2]) in der Weise Vorteil gezogen, daß er durch Aufsetzen der zu untersuchenden Objekte auf eine dünne Eisschicht die bei seiner Fragestellung auszuschließende Unterkühlung mit Sicherheit vermied.

So muß es sich bei meinen Untersuchungen um die Frage handeln, ob ihre Resultate sich wesentlich auf den ausgetretenen Zellsaft, welcher die Thermonadel umgibt, beziehen, oder ob sie wirkliche Verhältnisse der normalen Zellgewebe darstellen.

Bezüglich der früheren Untersuchungen, welche insbesonders Müller-Thurgau[3]) mit Hilfe des Quecksilberthermometers, das in Pflanzenteile eingepreßt wurde, angestellt hat, kann mit großer Sicherheit behauptet werden, daß die gewonnenen Resultate sich wesentlich auf den ausgepreßten, das Gefäß des Thermometers umgebenden Zellsaft bezogen. In diesem Falle war die Masse der verletzten Gewebe eine so große und die mechanische Einführung des Instrumentes zugleich eine so wenig schonende, daß ohne allen Zweifel bedeutende ausgepreßte Zellsaftmengen das Gefäß des Thermometers umgaben, Mengen der Flüssigkeit, welche insbesondere ganz andere kapillare Spannungsverhältnisse aufweisen müssen als die Zellsäfte in den kleinen Zellräumen. Dazu kommt, was zuerst von Mez[4]) für Pflanzen nachgewiesen und jetzt von mir bestätigt wurde, daß der Luftgehalt der Flüssigkeit bezüglich der Tiefe der erreichbaren Unterkühlung der Objekte einen großen Einfluß hat. Über diesen Punkt wird unten zu handeln sein. Es leuchtet ein, daß bei der Einführung des Gefäßes eines Thermometers in lebende Gewebe nicht allein Zellsaft ausgepreßt wird, sondern daß dieser auch in nicht genau kontrollierbarer Weise mit Luft gemengt wird, daß dementsprechend eine in mehreren sehr wichtigen Beziehungen verschiedene und von dem Safte lebender Zellen streng zu unterscheidende Flüssigkeit bei Anwendung von Quecksilberthermometern zu Unterkühlungsversuchen vorliegt.

Anders steht es bei Verwendung der Thermonadel zu derartigen Versuchen. Je feiner und spitzer die Thermonadel ist, um so geringer sind die Verwundungen, die bei ihrem Einbringen gesetzt werden. Bei den von

---

1) Mez, l. c. p. 111. 2) Apelt, l. c. p. 5.
3) Müller-Thurgau IX, p. 156. 4) Mez, l. c. p. 104.

mir verwendeten außerordentlich spitzen und scharfen Instrumenten war nicht anzunehmen, daß beim Einstechen Quetschungen und dadurch Austritt größerer Zellsaftmengen aus der Zelle eintraten. Auch gibt die Kleinheit der durch die Thermonadel gesetzten Wunde nur sehr geringe Gelegenheit für Aufnahme von Luft durch den Zellsaft. Obgleich ich nicht verkenne, daß auch bei meinen Versuchen in der Meßmethode liegende Fehlerquellen vorhanden sind, halte ich dieselben für unbedeutend, unter allen Umständen für verschwindend klein gegenüber den bei allen bisher angewandten Meßmethoden entstehenden.

d) Einfluß des Luftgehaltes der Pflanzen auf das Unterkühlungsphänomen.

Daß Luftgehalt an sich der Unterkühlung von Flüssigkeiten hinderlich ist, scheint Dufour[1]) gewußt zu haben, denn er empfiehlt zur sicheren Erlangung von Unterkühlung bei Wasser Abkühlen luftfreien Wassers in luftverdünntem Raum. Füchtbauer[2]) verwendet zu seinen Unterkühlungsversuchen mit Wasser, wie er ausdrücklich angibt, ausgekochtes Wasser. Der erste, der bei Pflanzen die Einwirkung der gelösten Luft erkannte und auf die allgemeine Bedeutung dieses Umstandes für den Gefriervorgang der pflanzlichen Objekte hinwies, war jedenfalls Mez[3]). Er konstatierte den Einfluß des Luftgehaltes auf die Unterkühlung bei pflanzlichen Preßsäften und gab auf Grund seiner Beobachtungen und einer darüber aufgestellten Theorie eine weitere Erklärung für das erste Auftreten des Eises in den Interzellularen und Tracheen der Pflanzen. Meine Versuche bestätigen die Beobachtungen von Mez in bester Weise. Ich habe konstatieren können, daß mit wachsendem Interzellularquerschnitt die Unterkühlung abnimmt, ja vollständig unterbleibt.

Trägt man auf ein Achsenkreuz als Abszissen die Unterkühlungen in Skalenteilen, als Ordinaten die dazugehörigen Interzellularquerschnitte, die durch Aufzeichnen mit dem Abbeschen Zeichenapparat und nachheriges Ausmessen und Berechnen gewonnen wurden, letztere in hundertfacher Überhöhung auf, so erhält man eine für die tiefst erreichten Unterkühlungen bei abnehmendem Interzellularenquerschnitt ansteigende Kurve.

Unregelmäßigkeiten treten erst dann auf, wenn die Unterschiede zwischen den Interzellularquerschnitten gering werden, und andere Momente den Einfluß des Luftgehaltes der die Interzellularen auskleidenden Wasserhäutchen überwiegen. Meiner Meinung nach hat Mez[4]) recht, wenn er die Behauptung Müller-Thurgaus[5]), jede Pflanze müsse unterkühlt werden, bevor sie gefriere, bestreitet.

---

[1]) L. Dufour, Über das Gefrieren des Wassers und die Bildung des Hagels, in Poggendorfs Annalen, Bd. 114, p. 530 (1861).

[2]) Füchtbauer, l. c. p. 558. [3]) Mez, l. c. p. 103, 104.

[4]) Mez, l. c. p. 101. [5]) Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher IX, p. 145.

Tabelle IV.

Objekt	Unterkühlung		Interzellularenquerschnitt
	Skalenteile	Grad C.	in qmm
Strelitzia augusta . . .	—(22)	—0°	2,4
Nymphaea alba	—39	—2,72°	1,68000
Veratrum Lobelianum . .	—56	—3,91°	0,28000
Arum maculatum . . .	—70	—4,89°	0,21600
Sagittaria sagittifolia . .	—75	—5,24°	0,12600
Sempervivum tectorum. .	—106	—9,81°	0,06300
Rhododendron canadensis .	—102	—9,44°	0,03068
Megasia ciliata*) . . .	—76	—7,03°	0,02090
Papaver pinnatifidum . .	—108	—10,00°	0,010540
Rumex obtusifolius . . .	—117	—10,80°	0,006450
Helleborus hybridus . .	—138	—12,79°	0,006350
Yucca filamentosa*) . .	—89	—8,24°	0,004140
Hedera Helix.	—122	—11,29°	0,003020
Verbascum phlomoides. .	—139	—12,87°	0,001790
Lactuca virosa	—120	—11,11°	0,000066
Ricinus communis . . .	—122	—11,29°	0,000025

*) Fallen durch überaus luftreiches Gewebe infolge vieler kleiner Interzellularen aus der Reihe.

Für die Tracheen vermochte ich einen experimentellen Nachweis, daß ihre Größe die Unterkühlung mindere, nicht zu erbringen. Doch sprechen für diese Annahme die anatomischen Beobachtungen, welche zuerst Müller-Thurgau[1]) gemacht hat. Auch ist keinerlei Grund vorhanden, weswegen mit Luft erfüllte Tracheen sich anders verhalten sollen als Luft führende Interzellularen. Bei beiden Organgruppen grenzen Luftsäulen an mit Wasser imbibierte Membranen; die Dicke dieser Membranen kann auf das allein in Betracht kommende mit der Luft in Berührung stehende Flüssigkeitshäutchen keinen Einfluß ausüben.

e) Einfluß der kapillaren Spannung des Zellsaftes auf die Unterkühlung.

Von weiteren für die Theorie der Unterkühlung in Pflanzen in Betracht kommenden Eigenschaften der Zellgewebe seien zunächst die Oberflächenspannungen untersucht, denen wohl hauptsächlich die Unterkühlung in den kapillaren Zellräumen der Pflanze zugeschrieben werden muß.

Der die Unterkühlung fördernde Einfluß der Kapillaren ist vielfach beobachtet und in verschiedenster Weise bestätigt. So von Mousson[2]), Bach-

[1]) Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher XV, p. 456, 481; vgl. auch Mez, l. c. p. 103.

[2]) Mousson, Physik auf Grundlage der Erfahrung. 1. Aufl., II. Abteil., p. 73.

metjew[1] (Tonkugeln), Müller-Thurgau[2] (Fließpapier), Frankenheim[3] (kleine Massen); Jaffé[4] und Füchtbauer[5], welche das Unterkühlungsphänomen von übersättigten Lösungen resp. reinen Stoffen studiert haben, verwendeten fast ausschließlich Kapillaren. Auch Müller-Thurgau, der das Unterkühlungsphänomen an Pflanzen zuerst beobachtete, schreibt dem anatomischen Aufbau des Gewebes vor allen anderen Ursachen das Auftreten der Unterkühlung zu. Für ihn fördern alle Bedingungen, welche die Beweglichkeit der Wasserteilchen hindern und den Gefrierpunkt erniedrigen, eine Unterkühlung[6]. Was den ersten Teil dieses Satzes betrifft, wird man Müller-Thurgau beistimmen, der zweite aber ist, wie oben (p. 362) von mir gezeigt wurde, unrichtig. Besonders betont ferner Molisch[7]) den Kapillaritätseinfluß bei der Unterkühlung und mißt ihr in biologischer Beziehung eine große Bedeutung zu. Dies alles ließ den Gedanken gerechtfertigt erscheinen, daß zwischen Zellgröße und Unterkühlung eine experimentell auffindbare Beziehung bestände. Die von mir vorgenommene genaue Untersuchung dieser Verhältnisse ergab aber ein von diesen theoretischen Erwägungen abweichendes Resultat.

Tabelle V.

	Objekt	Unterkühlung		Zellgröße in cbmm
		Skalenteile	Grad C.	
1	Rhododendron canadense .	—102	—9,44°	0,0000691
2	Hedera Helix	—122	—11,29°	0,000153
3	Yucca filamentosa . . .	—89	—8,24°	0,000217
4	Ricinus communis . . .	—122	—11,29°	0,000260
5	Megasia ciliata	—76	—7,03°	0,000513
6	Rumex obtusifolius . . .	—117	—10,80°	0,00127
7	Helleborus hybridus . .	—138	—12,79°	0,00263
8	Sempervivum tectorum. .	—106	—9,81°	0,00269
9	Papaver pinnatifidum . .	—108	—10,00°	0,00287
10	Verbascum phlomoides. .	—139	—12,87°	0,00309
11	Lactuca virosa	—120	—11,11°	0,00447

Aus dieser Tabelle ist kein die Theorie bestätigender Schluß zu ziehen. *Rhododendron* weist eine tiefste erreichbare Unterkühlung von —102 Skalenteilen auf, *Papaver pinnatifidum,* dessen Zellen vierzigmal größer sind, eine solche von —108 Skalenteilen. Einen maßgebenden Einfluß auf die Tiefe der Unterkühlung hat die Zellgröße also nicht.

---

[1]) Bachmetjew in Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 66, p. 584 (1899).
[2]) H. Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher IX, p. 146.
[3]) W. Ostwald, l. c. p. 752. [4]) Jaffé, l. c. p. 567.
[5]) Füchtbauer, l. c. p. 558.
[6]) Müller-Thurgau in Landw. Jahrbüchern IX, p. 185.
[7]) Molisch, l. c. p. 19.

Merkwürdigerweise hält es Bachmetjew[1]) in den Ergebnissen seiner Arbeit für sehr wahrscheinlich, daß sich bei Schmetterlingspuppen ein einfaches Verhältnis zwischen der Größe des Tieres und dem Unterkühlungsgrad auffinden lasse, derart, daß, je größer die Puppe, um so geringer der minimale Unterkühlungsgrad sei. Davon kann gar nicht die Rede sein. Das würde doch, in die Botanik übersetzt, heißen, daß eine zweijährige Eiche weniger tief unterkühlt werden kann als eine einjährige Eiche. So einfach liegen die Verhältnisse denn doch nicht. Bachmetjews Resultate leiden, wie bereits oben (p. 366) gezeigt wurde, an dem Fehler, daß sie auf eine viel zu geringe Zahl von Beobachtungen begründet wurden.

Alle oben angeführten Autoren sehen den Einfluß kapillarer Räume auf zu unterkühlende Flüssigkeiten in den durch Oberflächenspannungen verursachten Zustandsänderungen der Stoffe, analog dem Einflusse dieser auf die Gefrierpunktserniedrigung, also dem Druck. Da aber schon Müller-Thurgau[2]) unentschieden lassen mußte, ob der osmotische Druck in den Zellen die Unterkühlung wirklich beeinflußt, war es von Interesse, die Frage genauer zu untersuchen.

f) Wirkung des osmotischen Druckes auf die Unterkühlungsgröße.

Da die Konzentration einer Flüssigkeit an und für sich, wie oben schon gesagt, einen Einfluß auf den Unterkühlungsgrad nicht auszuüben vermag, kam hier der Druck, unter dem die Pflanzen infolge der osmotisch wirksamen Stoffe innerhalb des Plasmaschlauches stehen, in Frage.

Die Versuche wurden unter gleichen Vorsichtsmaßregeln ausgeführt, wie die über die Wirkung der Abkühlungsgeschwindigkeit angestellten und alle übrigen Unterkühlungsexperimente. Mit jedem Objekt wurden die Versuche dreimal zu verschiedenen Zeiten jeweils mindestens fünfzigmal durchgeführt, sodaß sich bezüglich der Unterkühlungstiefe ziemlich sichere Resultate ergeben haben dürften. Dafür spricht auch bei den Objekten, die bei anderer Gelegenheit schon einmal untersucht waren, die gute Übereinstimmung der erreichten tiefsten Unterkühlungspunkte. Der osmotische Druck wurde mittels KNO_3-Lösungen bestimmt, deren Prozentgehalt sich in Differenzen von 0,2% KNO_3 innerhalb des Konzentrationsgebietes von 1%—5% KNO_3 abstufte.

Nach zahlreichen Versuchen mit einer sehr großen Anzahl von Objekten — es wurden unter anderen eine ganze Reihe Crassulaceen untersucht, bei denen der Turgor infolge der eigenartigen Atmungsverhältnisse besonders großen Schwankungen[3]) unterliegt — muß ein merkbarer Einfluß des

[1]) Bachmetjew in Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 67, p. 550 (1900).

[2]) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrbüchern IX, p. 185.

[3]) G. Kraus, Stoffwechsel der Crassulaceen (Abhandlg. der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 16, 1886), p. 7, fand bei *Bryophyllum* den Unterschied im Gehalt an freier Äpfelsäure am Tage und während der Nacht bis 6,2% der Trockensubstanz.

osmotischen Druckes auf die Unterkühlung bei Pflanzen verneint werden. In der beigegebenen Tabelle ist von jedem Objekt nur die tiefste erreichte Unterkühlung angegeben.

Tabelle VI.

	Objekt	Unterkühlung	Anstieg auf	Unterk.-Grad	Turgor isoton % KNO_3
1	Aconium Humboldti . . .	—13,29°	—2,33°	10,96	1,0
2	Sedum oppositifolium . . .	—13,59°	—4,74°	8,85	1,6
3	Sedum purpurascens . . .	—12,09°	—1,67°	10,42	1,8
4	Sedum spectabile	—12,18°	—2,51°	9,67	1,8
5	Impatiens Sultani	—12,74°	—4,37°	8,37	2,0
6	Sedum roseum	—13,02°	—1,95°	11,07	2,0
7	Saxifraga cordifolia . . .	—10,88°	—6,51°	4,38	2,4
8	Cacalia repens	—12,56°	—5,67°	6,89	2,6
9	Sempervivum Zelebori . . .	—13,49°	—5,67°	7,82	2,8
10	Sempervivum soboliferum . .	—14,88°	—6,14°	8,74	3,0
11	Rumex obtusifolius	—10,23°	—3,72°	6,51	3,0
12	Sempervivum ruthenicum . .	—14,79°	—4,28°	10,51	3,4
13	Sempervivum Reginae Amaliae	—13,29°	—4,93°	8,36	3,6
14	Sempervivum elegans . . .	—16,00°	—6,76°	9,24	3,8
15	Sempervivum fimbriatum . .	—16,18°	—5,23°	10,95	3,8
16	Yucca filamentosa	—7,91°	—3,72°	4,19	4,0
17	Verbascum phlomoides . .	—12,18°	—5,77°	6,41	4,0
18	Saxifraga elatior	—3,91°	—	—	4,2
19	Dipsacus fullonum	—13,02°	—5,67°	7,35	4,4
20	Helleborus hybridus . . .	—12,56°	—6,42°	6,14	4,6

g) Unterkühlungshemmende Wirkung von Pflanzenschleim.

Als letzte innere Ursache, welche bei der allgemeinen Besprechung der Abhängigkeit der Unterkühlung in Pflanzen in Betracht kommen kann, ist die Wirkung vorhandener schleim- und gummiartiger Stoffe, auf deren unterkühlungsmindernden Einfluß Mez[1]) aufmerksam gemacht hat, zu nennen. Während bei den in den bisherigen Tabellen aufgeführten Pflanzen kein wesentlicher Gehalt von Pflanzenschleim in den Geweben vorhanden ist, wurden nun zur Prüfung der Wirkung des Schleims einige reichlich mit Mucin versehene Arten, besonders Malvaceen, herangezogen. Die Versuche bestätigten im vollsten Maße die Beobachtungen von Mez.

So konnte bei *Althaea officinalis* trotz vieler Versuche nur einmal Unterkühlung bis —4,19° C. bei dem sehr geringen Unterkühlungsgrade (Differenz zwischen Gefrier- und Unterkühlungspunkt) 1,19° erhalten werden, während *Althaea rosea* bisweilen, aber sehr geringe Unterkühlung bis —3,85° (Unterkühlungsgrad 0,91° C.) zeigte. Ein Einfluß von Interzellularen ist hier voll-

[1]) Mez, l. c. p. 104.

Tabelle VII.

Objekt	Lfd. Nummer der Versuche	Unter-kühlung Grade C.	Anstieg bis Grade C.	Unterkühlungsgrad Skt.	Unterkühlungsgrad Grade C.
Althaea officinalis	1—19	keine Unterkühlung			
	20	— 4,19	— 3,00	17	1,19
Althaea rosea	1—13	keine Unterkühlung			
	14	—2,09	—1,95	2	0,14
	15	—2,09	—2,02	1	0,07
	16	—2,31	—2,17	2	0,13
	17	—2,31	—2,17	2	0,14
	18	—2,79	—2,09	10	0,70
	19	—3,00	—1,95	15	1,05
	20	— 3,49	—2,09	20	1,40
	21	—3,85	—2,94	13	0,91
Malva silvestris	1—11	keine Unterkühlung			
	12	—2,09	—2,02	1	0,07
	13	—2,72	—2,37	5	0,35
	14	—3,85	—3,28	9	0,57
	15	—5,03	— 3,70	19	1,33
Symphytum officinale	1—9	keine Unterkühlung			
	10	—2,17	—1,95	3	0,22
	11	—3,00	—2,09	13	0,91
	12	—3,35	—2,79	8	0,56
	13	—3,54	—2,85	24	0,69
	14	—6,29	—2,65	52	3,64
	15	—6,36	—2,51	55	3,85

ständig ausgeschlossen. Dieses Resultat, daß tatsächlich pflanzliche Mucinstoffe die Unterkühlung hindern resp. mindern, steht in guter Übereinstimmung mit der Behauptung Müller-Thurgaus[1]), daß alle diejenigen Bedingungen die Unterkühlung mindern, welche die Beweglichkeit der Flüssigkeitsmolekeln hemmen. Ebenso wird durch unser Ergebnis die Anschauung Füchtbauers[2]) gestützt, daß die von ihm als unterkühlungshemmend anerkannten wirksamen Staubteilchen colloidaler Natur seien. Man wird die Viskosität der im Pflanzenkörper vorhandenen Kolloide bezüglich des Unterkühlungsphänomens nicht außer acht lassen dürfen.

---

[1]) Müller-Thurgau in Landw. Jahrbüchern IX, p. 185 (1880).

[2]) Füchtbauer, l. c. p. 554.

B. Die biologische Bedeutung des Unterkühlungsphänomens.

I. Untersuchungen über die Frage, ob der Kältetod in der Unterkühlung eintritt?

Der Unterkühlung wird von Müller-Thurgau[1] und Molisch[2] für den Schutz des Lebens bei eintretender Abkühlung der Pflanze eine beträchtliche Wichtigkeit zugeschrieben. Da beide Autoren vor allem in dem durch die Eisbildung bedingten Wasserentzug die Todesursache sehen, war es natürlich, daß sie das vielfach sich zeigende Unterkühlungsphänomen als Schutzmittel für die Lebensvorgänge in der Pflanze in Anspruch nahmen und daher allen Pflanzen insgemein zuschrieben, da ja dadurch die Eisbildung, und damit die den Tod bedingende Ursache, hinausgeschoben wird. Im Gegensatz dazu ist Mez[3] der Ansicht, daß nicht eintretende Unterkühlung den Pflanzen von Nutzen sei.

Eine Ausdehnung der experimentellen Untersuchungen auf diesem Gebiete war wünschenswert. Insbesondere ließ auch das Studium des Unterkühlungsphänomens weitere Beiträge zur theoretischen Auffassung des Kältetodes erwarten.

Die Frage, ob die Pflanze bei sehr tiefer Abkühlung in der Unterkühlung überhaupt stirbt, ist von früheren Autoren nicht berührt und noch vollständig ungeklärt. Nur Mez[4] hat beobachtet, daß sehr niedrige Temperaturen selbst bei Tropenpflanzen (Mez arbeitete mit *Peperomia incana*) manchmal nicht zum Tode führen.

Im Verlauf seiner Untersuchungen über das Erfrieren von Gewächsen verschiedener Klimate war Rein[5] auf die Tatsache gestoßen, daß die gesamten Angaben früherer Autoren[6] über Erfrieren von Gewächsen über 0^0 sich nicht auf den eigentlichen Erfriertod bezogen, sondern daß der Tod als Folge einer durch die Kälte verursachten Krankheit angesehen werden müsse. Kein Gewächs erfriert über -2^0, selbst die empfindlichsten Tropenpflanzen (z. B. Gesneraceen) nicht. Die Beobachtung Apelts[7] dagegen, daß eine einmalige tiefe Abkühlung des Versuchsobjektes unter das spezifische Minimum nicht durch eine länger anhaltende Temperatur wenig über dem Gefrierpunkt ersetzt werden könne, bezieht sich nicht auf unterkühlte, sondern auf ohne Unterkühlung gefrorene Objekte.

---

[1]) Müller-Thurgau in Landw. Jahrbüchern IX, p. 145.

[2]) Molisch, l. c. p. 19.

[3]) Mez, l. c. p. 105.

[4]) Mez, l. c. p. 97 erwähnt, vgl. p. 111.

[5]) Rein, l. c. p. 8.

[6]) Goeppert, Über Wärmeentwicklung in den Pflanzen, p. 43 (Breslau 1830); Kunisch, Über die tötliche Einwirkung niederer Temperatur auf die Pflanze, p. 14 (Breslau, Inaug.-Diss., 1880); Molisch, l. c. p. 49 ff.; A. Bjerkander in Kgl. schwedisch. akademisch. Abhandlungen f. d. Jahr 1778, Bd. 40, p. 55—58; Hardig, Bot. Zeitung, 1854, p. 202.

[7]) Apelt, l. c. p. 41.

Da ferner von Rein[1]) beobachtet ist, daß die eutektischen Punkte der Zellsäfte aller untersuchten Pflanzen der bezeichneten empfindlichen Tropenkonstitution sehr hoch, nämlich Bruchteile von Graden über dem Erfrierpunkt liegen, so folgt daraus, daß bei diesen Tropenpflanzen der Eintritt der Eisbildung für das Erfrieren nicht gleichgültig ist. Denn das Eintreten der Eisbildung ist das einzige faßbare Moment, welches bei der Temperatur wenig unter 0^0 zu den sonst gleichmäßigen Innenumständen dazu kommt und hier einen Anknüpfungspunkt für eine Erklärung bietet.

Tatsächlich hat die Eisbildung einen höchst wesentlichen Einfluß. Um ihn zu studieren, wurde das Unterkühlungsphänomen herangezogen. Es war die Frage zu beantworten: welchen Einfluß hat die Unterkühlung auf die Pflanze, wenn nachfolgende Eisbildung vermieden wird?

Die Untersuchungen wurden in der Weise angestellt, daß bei Beginn der Experimente vorerst durch eine große Anzahl von Versuchen der Todespunkt der betreffenden Pflanze genau festgelegt wurde. War dieses geschehen, so wurden Stücke von dem Objekte an der Nadel unterkühlt. Um hierbei zu recht tiefen Temperaturen zu gelangen, wurde vor jedem Versuch genau in der oben angegebenen Weise die Nadel sorgfältig von etwa vorhandenen Eisbildungen gereinigt, außerdem das Schutzglas, in welchem Thermonadel und Objekt schwebten, mit absolutem Alkohol von dem Eistau, der sich an der inneren Gefäßwandung niedergeschlagen hatte, durch Ausspülen gereinigt, sodaß die sonst allzu häufige hemmende Wirkung von Kristallkeimen selbst dann, wenn das Objekt einmal zufällig das Umhüllungsglas berührte (was zwar möglichst sorgfältig vermieden wurde, aber beim Einschieben doch manchmal vorkam) auf ein sehr geringes Maß beschränkt wurde. Nach möglichst tief getriebener Unterkühlung wurde die Thermonadel vorsichtig, um Erschütterungen zu vermeiden, mit dem Objekt aus der Kältemischung gezogen und über der kalten Luft des Abkühlungsgemisches langsam wieder auf Zimmertemperatur gebracht, ohne daß Gefrieren eintrat. Dann wurde mittels Plasmolyse konstatiert, ob das Objekt getötet war oder lebte.

Es ist mir, und dies Resultat ist von großer Wichtigkeit, nie gelungen, den Kältetod zu konstatieren. Wie die folgende Tabelle zeigt, wurde bei sehr vielen Objekten die Unterkühlung tief unter den Todespunkt herabgetrieben; bei keinem derselben trat der Tod ein, wenn Eisbildung vermieden wurde (siehe umstehende Tabelle VIII).

Über Schädigungen des Protoplasten, welche bei Unterkühlung bis zu tiefen Temperaturen auftreten, wird unten gehandelt werden. Die unterkühlten Stücke — es wurden hierbei Unterkühlungen von — 13 ^{0} C. erreicht — plasmolysierten in gleicher Weise wie die Kontrollobjekte.

Um den Kältetod herbeizuführen, muß also neben der Temperaturerniedrigung auch die Eisbildung in den Geweben vorhanden sein. Mit

---

[1]) Rein, l. c. p. 25.

Tabelle VIII.

Objekt	Todespunkt	Unterkühlung Skalenteile	° C. unter 0	Zustand	Unterkühlung Skalenteile	° C. unter 0	Zustand
							1° = 13,5 Skt.
		— 50	3,70	lebend	— 114	8,44	lebend
		— 73	5,40	lebend	— 133,5	9,88	lebend
Agave	— 74 Skt.	— 85	6,29	lebend	— 139	10,30	lebend
americana	oder	— 95,5	7,14	lebend	— 142	10,52	lebend
	— 5,5° C.	— 110	8,22	lebend	— 147	10,88	lebend
		— 113	8,37	lebend	— 155,5	11,52	lebend
					— 169,5	12,55	lebend
Escheveria	— 46 Skt.	— 90	6,66	lebend	— 156	11,55	lebend
Leopoldiana	oder	— 115	8,51	lebend	— 141	10,44	lebend
	— 3,4° C.	— 123	9,11	lebend	— 151	11,19	lebend
							1° = 10,8 Skt.
Tradescantia	— 56 Skt.	— 94	6,96	lebend	— 103,5	7,66	lebend
virginica	oder	— 95,5	7,14	lebend	— 100	7,40	lebend
	— 5,2° C.	— 94	6,96	lebend	— 106	7,85	lebend
							1° = 13,5 Skt.
Ricinus	— 72 Skt.	— 60	4,44	lebend	— 111	8,22	lebend
communis	oder	— 94	6,96	lebend	— 103	7,65	lebend
	— 5,5° C.	— 100	7,40	lebend	— 120	8,88	lebend
							1° = 13,2 Skt.
Tropaeoleum	— 53 Skt.	— 89	6,58	lebend	— 130	9,63	lebend
majus	oder	— 103	7,65	lebend	— 142	10,52	lebend
	— 4,0° C.	— 121	8,96	lebend	— 156	11,55	lebend

diesen Resultaten wird eine Frage von großer theoretischer Wichtigkeit angeschnitten. Die mit theoretischen Gründen und auf experimentelle Weise reichlich widerlegte physikalische Erfrierhypothese, daß der Tod des Protoplasmas durch Wasserentzug eintritt, scheint eine neue gewichtige Bestätigung zu erhalten. Denn es wird durch diese Untersuchungen gezeigt, daß nicht die inframinimale Temperatur für sich allein tötend wirkt.

II. Untersuchungen über die thermischen Verhältnisse am Todespunkt erfrierender Pflanzen.

Klarheit bezüglich der physikalischen, auf Austrocknung der Protoplasten basierten Erfriertheorie konnten nur Untersuchungen ergeben, die noch viel feiner, als dies bisher geschehen war, die thermischen Verhältnisse am Todespunkt verschiedener Pflanzen klarlegten.

Es handelt sich um folgende Erwägungen: Wenn durch den Gefriervorgang irgend ein Teil des Protoplasten eine molekulare Veränderung erleidet (Apelt[1]) hat bereits wahrscheinlich gemacht, daß der Kältetod auf einem Zerfall des Protoplasmas beruhe), ist die Möglichkeit, ja die Wahr-

[1]) Apelt, l. c. p. 47.

scheinlichkeit vorhanden, daß bei ganz feiner Messung irgend welche thermischen Vorgänge bei diesem Zerfall zu beobachten sind.

Die zweite Möglichkeit der Lokalisation des Kältetodes an seiner spezifischen Stelle ist, daß dort irgend welche besonderen Abschnitte im Gefriervorgang liegen könnten, z. B. daß das eutektische Gemisch irgend einer zusammengesetzten Salzlösung an der betreffenden Stelle gefriert. Auch dieser Vorgang muß sich (und das noch viel deutlicher als ein etwaiger Protoplasmazerfall) durch thermische Veränderungen am Todespunkt markieren.

Endlich tauchte die Hypothese auf[1]), daß der Kältetod durch Aussalzen von löslichen Eiweißkörpern infolge der durch das Gefrieren des Wassers entstehenden Konzentration der Salzlösung eintritt. Die Möglichkeit lag vor, daß auch dieser Vorgang sich beim Todespunkt in der Temperaturkurve bemerkbar mache.

Untersuchungen, welche in dieser Richtung angestellt werden, können nun nicht mit Größen von 1/10° C. rechnen. Dieser Maßstab wäre viel zu grob. Daher konnte die bisherige Meßmethode, bei der 10,8 Skalenteile = 1° oder 1 Skalenteil = 0,0926° C. entsprachen, unmöglich ausreichend erscheinen.

Durch Ausschaltung des inneren Widerstandes des von mir benutzten Galvanometers sind 1/100° direkt meßbar, 1/1000° mit Sicherheit schätzbar. Nur eine Messung mit so kleinen Größen konnte einige Aussicht auf Erfolg bieten. Zur besseren Kontrolle wurde noch eine Versuchsanordnung benutzt, bei der durch Einschalten eines äußeren Widerstandes in Nebenschluß erreicht wurde, daß die Empfindlichkeit der feinsten Einstellung (1° = 100 Skt.) auf 1° = 50 Skalenteile herabgemindert wurde. So standen mir drei verschiedene Einstellungen zur Verfügung:

I. 1 Skalenteil = 0,0926° C. (1° = 10,8 Skalenteile),
II. 1 Skalenteil = 0,0202° C. (1° = 50 Skalenteile),
III. 1 Skalenteil = 0,0102° C. (1° = 100 Skalenteile).

Die Anstellung dieser Messungen war aber mit großen technischen Schwierigkeiten verknüpft. Da man bei Messungen mit dem Galvanometer an Ausschläge von einer bestimmten Amplitude gebunden ist, war es bei Einstellung II und III nicht möglich, solange die Kühlstelle zur Vermeidung der Peltierschen Wirkung bei 0° gehalten wurde, Temperaturen unter —4° resp. unter —2° zu messen. Objekte mit so hohem Erfrierpunkt (besonders bei Einstellung III) in genügender Anzahl und Verschiedenartigkeit zu finden, war nicht leicht und ihre ausschließliche Untersuchung nicht angängig. Um also in der Wahl der Objekte nicht zu beschränkt zu sein und dennoch die Messungen mit den feinen Methoden vornehmen zu können, mußte eine Möglichkeit gefunden werden, nach Bestimmung des Todespunktes durch die grobe Einstellung (I) und mit Kühlstelle bei 0,0°, die Kühlstelle

---

[1]) Gorke, Über chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen. Landw. Versuchsstationen, Bd. 65, p. 149 (1907).

ganz in der Nähe des Todespunktes konstant zu halten, um in einer Amplitude von nur wenigen Graden die thermischen Vorgänge genau kontrollieren und die Temperaturkurve des Pflanzenteiles in diesem Wärmegebiet aufnehmen zu können.

Dieses Mittel fand sich in der bei Kältemischungen zutagetretenden Erscheinung des kryohydratischen Punktes [1]. Gibt man nämlich zu einer Kältemischung nach und nach mehr Salz, so gelangt man schließlich zu einem Punkte, wo die flüssige Phase, d. h. die durch Schmelzen des Eises entstandene konzentrierte Salzlösung, im Gleichgewicht ist mit den festen Phasen Salz und Eis, also zu einer Temperatur, wo die flüssige Phase bei Wärmeentzug sowohl Eis wie Salz ausscheiden und umgekehrt bei Wärmezufuhr die festen Phasen Salz und Eis auflösen würde. Derartige Umwandlungspunkte sind, wie wir vom Eise und vom Vorhandensein eines bestimmten Schmelzpunktes bei festen Körpern wissen, mit einer konstanten Temperatur verknüpft. Es ist der Erstarrungspunkt der konzentrierten Salzlösung. Diese kryohydratische Temperatur hat für jedes Salz einen spezifischen Wert [2], und zwar haben leichtlösliche Salze und solche, die den Gefrierpunkt stärker erniedrigen, im allgemeinen eine tiefere kryohydratische Temperatur als schwerlösliche [3]. So ist man also in der Lage, die Kühlstelle in der Nähe jedes Todespunktes, wo er auch liegen möge, konstant zu halten, sofern man nur ein Salz mit der betreffenden kryohydratischen Temperatur in Anwendung bringt.

Bei der praktischen Ausführung mußte ich also dafür sorgen, daß in der Kältemischung immer das betreffende Salz in festem Aggregatzustande zugegen war; es durfte allerdings nicht in derartigen Mengen zugebracht werden, daß seine Eigenwärme die Temperatur der Kältemischung beeinflussen konnte.

Mit diesem Mittel und unter Benutzung starker Wärme-Isolation war es mir möglich, die Temperaturen solcher Kältegemische bisweilen eine Stunde lang auf zehntel Grade genau konstant zu halten.

Die Kühlstelle wurde in dieses Gemisch getaucht, und nach Erreichung der konstanten Temperatur konnten die Versuche beginnen. Unmittelbar in der Nähe der Kühlstelle tauchte in das Gefäß, welches die Kühlstelle mit Petroleum umgab, ein Thermometer, von dem jederzeit und vor jedem Versuch die Temperatur der Kühlstelle abgelesen und so kontrolliert werden konnte, bei welchem Kältegrade der Nullpunkt des Galvanometers lag. Vor und nach jedem Versuch wurde die Temperatur der Kühlstelle notiert und bei Berechnung des Todespunktes verwendet. Da ein Versuch die Dauer von 5′ nie überschritt, genügte diese Vorsichtsmaßregel, um gröbere Versuchs-

[1]) W. Nernst, Theoretische Chemie, p. 128; Winkelmann, Handbuch der Physik, Bd. II, p. 628.

[2]) W. Nernst, l. c. p. 128.

[3]) W. Nernst, l. c. p. 128; Winkelmann, l. c. p. 630.

fehler fernzuhalten. Daß die Kältemischung jederzeit fleißig umgerührt wurde, insbesondere vor jedem Versuch, sei besonders betont. Die Temperaturkurve des zu untersuchenden Pflanzenteils wurde durch Ablesungen der Zeit bei Einstellung I von 10 zu 10 Skalenteilen, bei Einstellung II von 20 zu 20 Skalenteilen, bei Einstellung III von 40 zu 40 Skalenteilen festgestellt. Zur näheren Erläuterung sei ein Versuchsbeispiel hier angeführt. War z. B. der Todespunkt von *Tradescantia virginica* mit grober Methode (1 Skalenteil = 0,0926° C.) bei —5,5° C. festgestellt worden und es sollten die thermischen Vorgänge in der Nähe des Todespunktes mit der empfindlicheren Meßmethode II (1 Skalenteil = 0,0202° C.) weiter untersucht werden, so wurde die Kühlstelle durch eine Kältemischung von Zinksulfat und Eis, deren kryohydratischer Punkt bei —6,5° C. liegt[1]), auf dieser Temperatur, dem Todespunkte der Pflanze sehr nahe, konstant gehalten. Dann wurde das Objekt an die Thermonadel gespießt und der Gefriervorgang eingeleitet. Dies geschah unter Vermeidung von Unterkühlung durch Auflegen eines Eissplitterchens, welches, wie durch eine sehr große Anzahl von Vorversuchen festgestellt war, regelmäßig jede Unterkühlung verhindert. War die Temperatur des Objektes soweit gesunken, daß die Gefrierkurve mit dem Galvanometer verfolgt werden konnte, so wurde die Temperatur der Kühlstelle schnell abgelesen, sie lag bei —6,4° C., der Nullpunkt ist also bei —6,4° anzusetzen. Der Todespunkt der Pflanze ist bei —5,5° C. Die Differenz zwischen beiden beträgt 6,4°—5,5° = 0,9°. Der Todespunkt mußte sich also, falls thermische Vorgänge eintreten sollten, bei 0,9 . 50 = 45 Skalenteilen markieren, und zwar bei Skalenteil +45 der Galvanometerskala, da der Nullpunkt tiefer liegt als der Todespunkt. Die aufgenommenen Temperaturkurven zeigten aber weder bei dem angegebenen, als Beispiel herangezogenen Objekt, noch, wie meine folgenden Tabellen ausweisen, bei irgend einer anderen untersuchten Pflanze bei dieser Temperatur in einem Spielraum von 2,6° eine Unregelmäßigkeit, also kann von einer Veränderung, die mit thermischen Vorgängen verbunden ist, nicht die Rede sein. In gleicher Weise sind die in der Tabelle aufgeführten Temperaturkurven gewonnen.

Aus den im Anhang abgedruckten Tabellen IX—XV ergibt sich, daß bei Einstellung II und III nirgends in der Nähe des Todespunktes eine Knickung der Temperaturkurve zu bemerken ist. Beim Todespunkt kann also von den oben angeführten drei möglichen Veränderungen im Protoplasma, soweit solche mit thermischen Vorgängen verbunden sind, nicht die Rede sein.

Es ist danach jedenfalls ausgeschlossen, daß der Tod mit dem Kristallisationsvorgang irgend etwas direkt zu tun hat, ferner ist es höchst wahrscheinlich, daß der Gefriervorgang nichts mit dem Zerfall des Protoplasmas zu tun hat, während die Aussalzung von Eiweißstoffen selbst bei so feinen Messungen nicht ausgeschlossen ist, da es sich dabei um kleine Mengen

[1]) Landolt-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen.

handeln kann und die Molekularstruktur dieser Körper völlig unklar ist. Wir haben deshalb keinerlei Anhalt, auch nur Vermutungen anzustellen, welche Größe die thermischen Vorgänge beim Aussalzen gelöster Eiweißkörper haben könnten.

Diese Untersuchungen der thermischen Vorgänge am Todespunkt selbst würden aber dafür, daß am Todespunkt keinerlei mit Wärmeentwicklung verbundene Prozesse stattfinden, noch nicht völlig beweisend sein, wenn bei weiterem Verfolgen der Temperaturkurve nach unten, in derselben irgend welche Knickung anzeigte, daß noch Gefriervorgänge in den Zellen unterhalb des Todespunktes stattfänden. Es war dementsprechend die Temperaturkurve noch weiter zu verfolgen bis zu einer Temperatur herunter, bei welcher mit Sicherheit anzunehmen ist, daß keine Lösung der in der Pflanze zu erwartenden Salze noch flüssig ist. Beistehende Tabelle gibt die kryohydratischen Punkte der Salze, welche hier in Betracht kommen können.

Tabelle XVI.

Salz	Kryohydratischer Punkt bei	Anzahl gr in 100 g Wasser löslich bei nebenstehender Temperatur
Oxalsäure . . .	—0,5⁰	5,2
Natriumkarbonat .	—2,1⁰	6,2
Kaliumnitrat . .	—2,9⁰	12,2
Rohrzucker . .	—8,5⁰	51,4
Kaliumchlorid . .	—11,1⁰	24,6
Natriumchlorid .	—22,4⁰	30,9
Natriumnitrat . .	—18,5⁰	58,5
Ammoniumnitrat .	—17,35⁰	70,0
Kaliumkarbonat .	—36,5⁰	66,5

Die niedrige Temperatur wurde durch feste Kohlensäure nach der von Rein[1]) angegebenen Methode erreicht und mit Benutzung des inneren Widerstandes des Galvanometers ($1/10^0$ meßbar, $1/100^0$ schätzbar) gemessen, sodaß die Meßmethode ausreichend war, um eventuell auftretende Knickungen der abfallenden Temperaturkurve aufzufinden. Vorgesehen war, derartige Knickungen dann in feiner Weise noch weiter zu untersuchen. Das Resultat vieler sehr schwieriger Aufnahmen war, daß keinerlei Knickung der Abfallskurve beobachtet werden konnte (vgl. Tabelle XVII im Anhang).

Daraus geht hervor, daß die Abfalllinien in ihrem Verlauf allein durch den Temperaturabfall des Objektes und nicht durch damit in Konkurrenz tretende Wärmequellen bedingt sind, mit anderen Worten, daß der Kristallisationsvorgang der festwerdenden Säfte nicht nur beim Todespunkt, sondern über dem Todespunkt bereits vollständig eingetreten ist.

---

[1]) Rein, l. c. p. 7.

So wird man aus der von mir gemachten Beobachtung, daß in der Unterkühlung kein Kältetod eintritt, sondern daß dieser an den für jede Pflanze genau bestimmten Punkten nur bei Eisbildung beobachtet werden kann, nicht schließen können, daß der Tod durch Flüssigkeitsentzug, d. h. auf die von Müller-Thurgau und Molisch angegebene Weise eintritt. Worauf er beruht, ist allerdings völlig ungeklärt, da das Verhalten in der Unterkühlung zeigt, daß auch die inframinimale Temperatur an sich noch nicht tödlich wirkt. Nur beide Faktoren, nämlich inframinimale Temperatur und Eisbildung in den Geweben zusammen, bewirken den typischen Kältetod.

III. Die Aussalzung löslicher Eiweißstoffe durch den Gefriervorgang.

a) Aussalzung von Eiweißstoffen unbestimmter Natur.

In allerneuester Zeit hat nun Gorke[1]) die physikalische Erfrierhypothese zu modifizieren versucht. Gorke geht von der beim Studium der Eiweißstoffe viel benutzten Methode, die Eiweißkörper durch Aussalzen mittels Neutralsalzen zu gewinnen, aus. Er folgert richtig: wenn beim Gefrieren ein Wasserentzug des Zellsaftes stattfindet, so müssen bei der allmählich sich steigernden Konzentration der Zellsaftsalze die im Zellsaft gelösten Eiweißkörper ausgesalzt werden. Dieses Ausfällen der Eiweißverbindungen soll den Tod beim Gefrieren bedingen. Gegen diese Annahme machen sich in zweierlei Hinsicht Bedenken geltend.

Vor allem scheinen die Untersuchungen, auf Grund deren Gorke zu diesem Resultat gekommen ist, nicht einwandfrei zu sein.

Gorke arbeitete mit Preßsäften, die aus erfrorenen und nicht erfrorenen Pflanzen gewonnen wurden, und konstatierte hierbei, daß Preßsaft von einer erfrorenen Pflanze an aussalzbaren Eiweißstoffen ärmer ist als der Saft einer nicht erfrorenen. Ein gleiches Resultat erlangte er, wenn er frische Pflanzen auspreßte und nachträglich den Preßsaft gefrieren ließ. Hier trat in dem gefrorenen Preßsaft ein Niederschlag auf, der vor allem eiweißhaltig war. Auf den größeren oder geringeren Gehalt an aussalzbaren Eiweißkörpern in den Preßsäften schloß er, nachdem er dieselben ausgesalzen und aufs Filter gebracht hatte, indem er den Gesamtstickstoff des Niederschlages nach der Methode von Kjeldahl bestimmte. Die Kjeldahlsche Bestimmung wird von Physiologen der Dumasschen Methode der Einfachheit und leichteren Handhabung wegen vorgezogen, vor allem, wenn es sich um ein Gemisch von Eiweißkörpern handelt[2]).

Zunächst aber besagt die Angabe Gorkes, daß nach der Kjeldahlschen Methode gearbeitet ist, gar nichts. Es sind eine ganze Reihe Abänderungen und Verbesserungen dieser Methode getroffen, so daß ohne Angabe, nach

[1]) Gorke, Über chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen, in Landw. Versuchsstationen, Bd. 65, p. 149 (1907).

[2]) Kutscher u. Steudel in Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. 39, p. 12 (1903).

welcher Modifikation der Kjeldahlschen Stickstoffbestimmung die Resultate gewonnen sind, die dargestellten Ergebnisse unkontrollierbar sind. Da auch bezüglich der Zuverlässigkeit der modifizierten Methoden Meinungsverschiedenheiten bestehen[1]), ist es bedauerlich, daß Gorke nicht angibt, nach welcher Modifikation er gearbeitet hat.

Nun machten Kutscher und Steudel[2]) darauf aufmerksam, daß sich Stickstoffverluste, wenn man nicht genau die optimalen Bedingungen einhält, bis zu 7 % ergeben, auch wenn die Konstitution des Eiweißkörpers — bei ganzen Gruppen von Körpern, so den Nitro- und Cyanverbindungen, ist die Kjeldahlsche Methode nicht anwendbar — einen Grund hierfür nicht erkennen läßt. Besonders bei der Oxydation mit Kupfersulfat und Kaliumpermanganat kommen große Stickstoffverluste vor, wie Kutschers und Steudels Versuche zeigen und auch von Beger[3]), Fingerling[3]) und Morgen[3]) zugegeben wird. Zwar wurde Kutscher und Steudel von verschiedenen anderen Autoren[4]) entgegengehalten, daß bei vorsichtiger und richtiger Anwendung der Kjeldahl-Methode, vor allem bei den Modifikationen von Wilfahrt[5]) und Gunning[6]) sich ganz gute Resultate mit nur 0,4 % Stickstoffverlust höchstens, erreichen lassen, doch sind bei der ursprünglichen Kjeldahl-Methode und nicht sehr vorsichtigen Arbeiten unrichtige Resultate nicht zu vermeiden. Schon das von Gorke gewählte Vorgehen, einen Niederschlag zu erzeugen und diesen auf seinen Stickstoffgehalt zu untersuchen, wird von Kutscher und Steudel als nicht einwandfrei bezeichnet.

Eine bedeutende Fehlerquelle, welche Gorke nicht erwähnt, kann auch die Dauer die Aufschließung sein. Nach Sörensen und Petersen[7]) sind mindestens zwei bis drei Stunden Kochen notwendig. Kutscher und Steudel kochten nur bis zu einer Stunde und erhielten Verluste von Stickstoff bis zu 7 %, wie schon erwähnt.

Vor allem ist aber die Substanzmenge, die Gorke zu seinen Untersuchungen verwandte, bedeutend zu klein. Beger, Fingerling und Morgen[8]) wandten zu ihren Untersuchungen Mengen von 0,3 g durchschnittlich an, betonen aber dabei ausdrücklich, daß dadurch die Genauigkeit schon beeinträchtigt würde, da bei so kleinen Substanzmengen, die bei der am Schluß der Methode stattfindenden Titration unvermeidlichen Fehler sich

---

1) Kutscher u. Steudel, l. c. p. 17; Beger, Fingerling und Morgen in Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. 39, p. 332 (1903).

2) Kutscher u. Steudel, l. c. p. 12.

3) Beger, Fingerling und Morgen, Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. 39 (1903), p. 332.

4) Schöndorf, Pflügers Archiv, 98 (1903), p. 130—135; Beger, Fingerling und Morgen, l. c. p. 329 ff.; Sörensen u. Petersen, Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. 39 (1903), p. 514 ff.

5) Wilfahrt, Chemisches Zentralblatt, 1885, p. 17.

6) Beger, Fingerling, Morgen, l. c. p. 334.

7) Sörensen u. Petersen, l. c. p. 518.

8) Beger, Fingerling etc., l. c. p. 331.

bedeutender bemerkbar machen. Ich habe nach einer Angabe Gorkes — er fand 9,6 mg Stickstoff — die von ihm nicht angegebene untersuchte Substanzmenge zu berechnen versucht. Da er in dem aus Gerstenpflanzen-Preßsaft ausgesalzenen Niederschlag nur Spuren von Kalium und Phosphor konstatierte, habe ich Gersten-Leukosin[1]) mit 16,63% Stickstoffgehalt als Grundsubstanz des Eiweißniederschlages angenommen. In diesem Falle hätte Gorke eine Menge von 0,056 g Substanz auf Stickstoffgehalt untersucht, während die obengenannten Autoren schon eine Substanzmenge von 0,3 g für zu gering halten. Sörensen und Petersen[2]) verlangen für eine genaue Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl einen Gehalt der angewandten Substanzmenge an Stickstoff in Höhe von 15—30 mg, während Gorke Stickstoffmengen im Gesamtgewicht von höchstens 12 mg bis zu 4,6 mg herab zu seinen Untersuchungen anwandte. Daß bei solch geringen Substanzmengen Differenzen von 4,4 mg Stickstoffgehalt als innerhalb der Versuchsfehlergrenze liegend betrachtet werden müssen, ist, wenn man die folgenden Ausführungen berücksichtigt, leicht einzusehen.

Gorke benutzte keineswegs völlig klare Preßsäfte[3]). Er gibt ausdrücklich an, daß eine völlige Klärung nur dann vorgenommen wurde, wenn sie unbedingt nötig war, da Zersetzungen durch langes Stehen beim Filtrieren und vor allem Ausfällen mancher Eiweißstoffe durch Wirkung der Tonfilterplatten vermieden werden sollten. Wie große Differenzen schon durch verschieden starke Klärung der Preßsäfte möglich sind, konnte ich bei Gelegenheit meiner Bestimmungen des spezifischen Gewichtes von Pflanzenpreßsäften erkennen. Bei meinen ersten Bestimmungen benutzte ich ebenfalls, um Zersetzungen zu vermeiden, unfiltrierten Preßsaft. Es stellte sich bei Wiederholung der Versuche mit filtriertem Preßsaft eine Differenz des spezifischen Gewichts von 0,00089, d. h. bei 20 ccm Preßsaft ein Gewichtsunterschied von 0,0178 g heraus, also mehr als der fünfte Teil der von Gorke zur Analyse verwandten Gesamtmenge des Niederschlags, obgleich gröbere Teilchen durch Hindurchpressen durch ein dickes und sehr dichtes Baumwollengewebe ferngehalten waren. Gegenüber den allein durch verschieden starke Klärung der Preßsäfte auftretenden Differenzen (in meinem Falle mehr als 20%) kommen die — noch dazu in die Fehlergrenzen der Analyse fallenden — Differenzzahlen Gorkes garnicht in Betracht.

Vor allem fällt aber folgender bei der von Gorke geübten Gewinnungsart der Preßsäfte begangener Fehler ins Gewicht. Er gibt an: „Da sich erfrorene Pflanzen, wie bekannt, leichter auspressen lassen, wurde hier der Druck nur soweit gesteigert, bis dieselbe Menge Saft wie bei den nicht erfrorenen Pflanzen erhalten war. Einige Chlorophyllkörner gingen in beiden Fällen durchs Filter.“ So wird es sehr wahrscheinlich, daß sich in dem nicht geklärten Preßsaft der gefrorenen Pflanze viel weniger Eiweißstoffe

---

[1]) Czapek, Biochemie der Pflanzen, II, p. 11 (Jena 1905).

[2]) Sörensen u. Petersen, l. c. p. 517. [3]) Gorke, l. c. p. 151.

(es kommt hierbei auf nicht gelöste an) finden, da die Zellen nicht derartig zerquetscht wurden, wie bei den frischen nicht gefrorenen Pflanzen.

Diese Einwände lassen die von Gorke gewonnenen Resultate keineswegs als sicher erscheinen, vielmehr fallen die gefundenen Differenzen innerhalb der Versuchsfehler seiner Methoden.

Abgesehen von dem durch Kritik der Methode gewonnenen, nicht zustimmenden Urteile über die Untersuchungen Gorkes bin ich auch in der Lage, dieselben mit positiven Gründen zu bekämpfen.

Gorke will als Todesursache das Aussalzen der löslichen Eiweißkörper durch die beim Gefrieren sich konzentrierenden Zellsaftsalze verantwortlich machen. Nun hat aber der Zellsaft eines jeden Pflanzenteils seinen spezifischen eutektischen Punkt, bei dem die letzten flüssigen Anteile in der Pflanze erstarren. Sind gelöste Eiweißstoffe im Zellsaft vorhanden, so fallen sie entweder spätestens bei Erreichung dieses Punktes aus, oder sie gefrieren für sich, unausgefällt. Unterhalb des eutektischen Punktes ist eine erstarrungsfähige Flüssigkeit, die ein Aussalzen bedingen könnte, nicht mehr vorhanden. Bei meinen schon oben besprochenen Versuchen habe ich die Temperaturkurve bis —40° hinab verfolgt, ohne auch nur eine Andeutung zu finden, daß nach dem eutektischen Punkt irgend ein Gefriervorgang noch stattfindet. Daß aber der eutektische Punkt mit dem Todespunkt nichts zu tun haben kann, hat schon Apelt[1]) sicher festgestellt und meine oben (p. 377 ff.) dargestellten Untersuchungen zeigen dasselbe. Insbesondere geht dies klar aus den von mir aufgenommenen Temperaturkurven über thermische Vorgänge am Todespunkte hervor. Es ist stets ein deutliches Intervall zwischen eutektischem Punkt und Todespunkt zu konstatieren, das bei Pflanzen kalter Klimate außerordentlich groß sein kann, aber auch bei solchen warmer Länder bisweilen eine Ausdehnung von 4° C. (*Yucca filamentosa,* Tab. XII) hat. Es kann also das Aussalzen der Eiweißstoffe beim eutektischen Punkt als Todesursache nicht in Betracht kommen; unterhalb desselben ist ein solcher Vorgang aber unmöglich.

Die Angabe Gorkes — er arbeitete auch mit frischen Preßsäften, die er gefrieren ließ — daß bei Roggenpflanzen- und Fichtennadelpreßsaft ein Niederschlag erst bei —15° resp. —40° auftrete, kann nicht richtig sein, und dies um so weniger, als der Niederschlag erst nach einigen Tagen Kältewirkung auftreten solle. Es sind neuerdings von Apelt und Rein eine große Menge genauester Gefrierpunktsbestimmungen in Pflanzenteilen gemacht worden: Nirgends lag der Gefrierpunkt resp. der eutektische Punkt des Salzgemisches der Zellsäfte tiefer als —5,5°. Die in der Tabelle XVIII (Anhang) wiedergegebenen Temperaturkurven von Preßsäften aus *Agave americana,* einer Pflanze, deren Erfrierpunkt bei —5,5°, deren eutektischer Punkt bei —4,9° liegt, habe ich aufs genaueste aufgenommen. Unter —4,9° ist ein flüssiger Bestandteil nicht möglich, also ebensowenig ein Ausfällen.

[1]) Apelt, l. c. p. 7.

Entweder die Eiweißstoffe werden ausgesalzen während des Gefriervorganges, solange die Komponenten Salzlösung und Eiweiß flüssig sind, oder sie werden überhaupt nicht ausgesalzen.

Es ist Gorke also nicht gelungen seine These, daß der Erfriertod im Aussalzen seine Ursache habe, zu beweisen oder auch nur wahrscheinlich zu machen.

Als ebenso unwahrscheinlich muß aber der Versuch, den er im zweiten Teil seiner Abhandlung macht, den Tod megathermer Pflanzen, welche über 0^0 zugrunde gehen, durch Umlagerungen der Atome innerhalb der Eiweißmolekel zu erklären, angesehen werden. Gorke folgert aus der Tatsache, daß die Reaktionsstärke der Phosphorsäure mit fallender Temperatur zunimmt, daß die phosphorhaltigen Eiweißstoffe der Pflanze bei Temperaturerniedrigung eine Umlagerung erfahren, wodurch schließlich der Tod veranlaßt werde. Bei seinen Versuchen — er neutralisierte die sauren Pflanzenpreßsäfte bei verschiedenen Temperaturen mit Kalilauge — konnte er auch eine Zunahme des Säurecharakters der in den Säften aufgelösten Stoffe konstatieren. Ob dies aber durch die Umlagerung der phosphorhaltigen Eiweißverbindungen verursacht wird, ist mehr als fraglich, da nicht erwiesen ist, daß der Phosphor oder auch nur ein Teil desselben wirklich als Phosphorsäure in der Eiweißmolekel vorhanden ist. Es ist in keiner Weise erwiesen oder auch nur wahrscheinlich, daß die im Zellsaft gelösten Salze durch die Temperaturerniedrigung sich umsetzen und eine Änderung der Acidität hervorrufen, wie das Kunisch[1]) in seiner Arbeit vermutete. Die Aktivierung der Phosphorsäure bei niedriger Temperatur ist selbstverständlich nur von der Temperatur abhängig und dieser proportional. Sie müßte doch auch bei Temperaturerniedrigungen in der Unterkühlung eintreten und eine zum Tode führende Umlagerung veranlassen. Dies ist nicht der Fall, da sämtliche von mir untersuchten Objekte auch nach den größten Unterkühlungen (*Escheveria Leopoldiana* wurde bis $7{,}79^0$ unter den Todespunkt ($-3{,}4^0$), *Agave americana* bis $7{,}05^0$ unter dem Todespunkt ($-5{,}5^0$) unterkühlt) zweifellos lebten. Diese und beliebig viele andere Fälle bewiesen klar, daß nicht die Kälte an sich und für sich, dementsprechend nicht eine der Kälte proportional zunehmende Aktivierung von Phosphorsäure den Tod herbeiführt. Es ist, wie schon oben gesagt, außer der Temperaturerniedrigung die Änderung des Aggregatzustandes erforderlich, um die Pflanze den Kältetod sterben zu lassen.

b) Ausfällen von Fermenten durch den Gefriervorgang.

Ich habe aber noch weiter die Gorkeschen Anschauungen zu prüfen versucht, und zwar in der Weise, daß ich bestrebt war, nachzuweisen, ob vielleicht aus der ungeheuren Menge der in Frage kommenden Eiweißkörper

---

[1]) Kunisch, Über die tödliche Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen, Breslau, Inaug.-Diss. (1880), p. 49.

eine bestimmte, klar definierbare Gruppe, nämlich die Fermente, sich so verhalte, wie dies Gorke für Eiweißkörper angibt. Meinen Versuchen eine Beweiskraft für oder gegen die Gorkesche These beizumessen, bin ich um so mehr berechtigt, als man doch bei Aussalzung vital wichtiger, gelöster Eiweißstoffe zunächst an Fermente denken muß.

Nach den oben angestellten Messungen in der Nähe des Todespunktes war das Ausfällen der Enzyme zwar unwahrscheinlich, doch konnte auf dem Wege der thermischen Bestimmung ein sicheres Resultat nicht erlangt werden.

Bei meinen speziell diesen Punkt betreffenden Untersuchungen ging ich von der Erwägung aus, daß sich bei zunehmender Erstarrung, da sich beim Abkühlen eines mit Flüssigkeit gefüllten Gefäßes, welches rings von einer Kältemischung umgeben ist, die feste Phase zuerst an der Gefäßwandung in Form eines Eismantels abscheidet, der innere Teil eines gefrierenden Pflanzenpreßsaftes nach und nach mit Fermenten anreichern müßte, wenn beim Gefrieren überhaupt ein Ausscheiden von Fermenten stattfindet.

Allgemein bedient man sich jetzt bei Untersuchungen mit intrazellularen Fermenten der Methode der aseptischen Autolyse[1]), d. h. man läßt den aus der Pflanze gewonnenen Preßsaft, welcher die Fermente enthält, auf die zu spaltende Substanz unter Fernhaltung von Mikroben einwirken. Meine Versuche wurden daher ebenfalls mit Pflanzenpreßsäften, die aus dem mechanisch zerkleinerten Pflanzenteil durch Anwendung eines Druckes von 300 Atmosphären mittels einer hydraulischen Pflanzenpresse gewonnen waren, angestellt. Als Objekt wurde *Agave americana* benutzt. Ein Teil des gewonnenen Preßsaftes wurde nach dem oben angegebenen Verfahren dem Gefrieren unter Umrühren ausgesetzt. Hatte sich an der Gefäßwandung $^2/_3$ des Saftes als Eismantel abgeschieden, so wurde der noch flüssige Teil abgegossen. Nach Auftauen und Abgießen der Eismantelschicht standen mir drei verschiedene Preßsäfte zur Verfügung, deren fermentative Wirkung sich, falls beim Gefrieren ein Ausscheiden von Fermenten stattgefunden hatte, in folgender Weise abstufen mußte: Der abgegossene Preßsaft (A) mußte die stärkste Fermentwirkung zeigen, da er die aus der Eismantelschicht ausgefrorenen Fermente mehr enthalten mußte, der gefroren gewesene Preßsaft (C) also die schwächste Wirkung ausüben, während der nicht behandelte Preßsaft (B) bezüglich seines Fermentgehaltes in der Mitte zwischen beiden zu rangieren hatte.

Es kam nun darauf an, die Fermentwirkung der drei verschiedenen Preßsäfte A, B und C zu konstatieren. Zur Vereinfachung der Versuche beschränkte ich mich dabei auf proteolytische und diastatische Fermente. Zur Feststellung der Wirkung der proteolytischen Fermente benutzte ich ihre Fähigkeit, Gelatine zu verflüssigen[2]). Bei den diastatischen Fermenten wandte ich ein von Wijsmann[3]) angegebenes Verfahren an. Dieser ver-

[1]) Czapek, l. c. p. 67.

[2]) Green-Windisch, Die Enzyme, p. 184, 190.

[3]) Green-Windisch, Die Enzyme (Berlin 1901), p. 61.

setzte Stärkekleister mit Gelatine und ließ die Masse erstarren. Dann gab er auf die Gelatine-Stärkemasse Diastaselösung, welche hineindiffundiert. Den Fortgang der Verzuckerung stellte er durch Jodlösung fest. Nach ein- bis zweitägiger Einwirkung konnte er konstatieren, daß sich bei Zugaben von Jodjodkaliumlösung Zonen bildeten, die von blau über violett und rot in farblos übergingen.

Mein Verfahren war folgendermaßen: Drei genau gleiche englumige Reagenzgläschen wurden bis zu einer Marke mit zehnprozentiger Gelatinelösung, die vorher ebenso wie die Gläschen sterilisiert war, gefüllt, und die Masse erstarren gelassen, sodaß in jedem Gläschen die gleiche Menge vorhanden war, und diese einer aufgegossenen Flüssigkeit die gleiche Oberfläche bot.

Sodann wurden in gleicher Weise drei Reagenzgläschen von genau gleicher Beschaffenheit bis zu einer Marke mit zweiprozentigem Stärkekleister, dem ein Zusatz von zehn Prozent Gelatine beigegeben war, um ihm Konsistenz zu verleihen, gefüllt.

In die drei Röhrchen mit zehnprozentiger Gelatine wurde von den Preßsäften A, B und C ein gleiches Quantum gefüllt, ebenso in die Röhren mit der Stärkelösung.

Dies geschah am 18. Juni 4^{h} $15'$ nachmittags mit der Gelatinelösung und um 6^{h} —$'$ mit der Stärkelösung. Am folgenden Tage 9^{h} $15'$ vormittags wurde kontrolliert. Auf die Gelatinelösung hatten die Fermente der Preßsäfte 17 Stunden, auf die Stärkelösung 15 Stunden gewirkt. Bei den Röhrchen mit Gelatinelösung hatte sich bei allen drei Preßsäften A, B und C eine genau gleiche schmale trübe Zone gebildet und eine kleine, bei allen gleiche Menge hatte sich verflüssigt, wie mittels der angebrachten Marken konstatiert werden konnte. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß es sich nicht um Bakterienwirkung handeln konnte. Der Nachweis eines proteolytischen Fermentes war also gelungen. Doch hatten die Preßsäfte A, B, C mit genau gleicher Intensität gewirkt. Ein Ausfällen durch den Gefriervorgang hatte also nicht stattgefunden.

Zu den Röhrchen mit dem Stärkekleister wurde Jodjodkaliumlösung zugegeben. Es hätte sich also, falls eine Umsetzung von Stärke in Zucker stattgefunden hatte, am oberen Meniskus eine schmalere oder breitere Zone, je nach der in dem betreffenden Preßsaft vorhandenen Fermentmenge, mit der oben angegebenen Farbenfolge zeigen müssen. Die Blaufärbung begann jedoch sogleich in der Höhe der Marke bei allen drei Preßsäften, sodaß ein diastatisches Ferment nicht konstatiert werden konnte.

Der zweite Versuch ist nicht beweisend. Doch zeigt der erste, daß ein Ausfällen von Fermenten beim Gefriervorgang sicher nicht stattfindet. Ein Einfluß des Gefrierens durch Aussalzung der Fermente ist also nicht anzunehmen, denn es ist nicht einzusehen, weshalb sich andere Fermente nicht dem bei unseren Versuchen vorhandenen proteolytischen Ferment analog verhalten sollten.

IV. Die praktische Bedeutung des Unterkühlungsphänomens für das Pflanzenleben.

1. Die Unterkühlung tritt in der Natur relativ selten ein.

Die Bedeutung der Unterkühlung könnte nach der Beobachtung, daß in ihr kein Kältetod zustande kommt, eine sehr große sein. In der Tat haben manche Autoren, besonders Pfeffer[1]), betont, daß die Unterkühlung lebensfördernd wirke. Ich habe, nachdem durch Mez[2]) bereits dasselbe gefunden war, oben darauf hingewiesen, daß die Unterkühlung gemindert resp. gehindert wird durch genau verfolgbare Ursachen. Zu diesen gehören z. B. die Interzellularen. Man wird nun beim Experiment, zu welchem stets nur kleine Pflanzenstücke verwandt werden (ich habe die Beobachtung gemacht, daß man, um möglichst tiefe Unterkühlungen zu erreichen, sehr kleine Stücke verwenden muß) Objekte benutzen, welche keine oder so gut wie keine Interzellularen besitzen. Hierher gehören z. B. die von Mez[3]) verwendeten Knoten von *Impatiens parviflora,* sowie alle von mir untersuchten parenchymatischen Stengel usw. In der Natur hingegen grenzen die dichten Gewebe fast allgemein an lockere an. Alle Durchlüftungsgewebe, welche nicht nur in den Blättern, sondern auch in Stämmen vorkommen, um nur auf eine Gewebsart hinzuweisen, hindern resp. mindern die Unterkühlung gemäß ihrem Interzellularinhalt. Da nun von vielen Autoren[4]) darauf hingewiesen wurde (was ich selbst aus vielfacher Erfahrung bestätigen kann), daß die Eisbildung im Pflanzenkörper, wenn sie eingetreten ist, sich rapid ausbreitet, so wird das Unterkühlungsphänomen wesentlich auf Laboratorien-Experimente beschränkt sein, in der Natur aber relativ selten vorkommen, auch kaum jemals die Tiefe wie im Experiment erreichen und demgemäß eine geringe praktische Bedeutung gewinnen. Tatsächlich ergeben die z. B. mit Blättern (als ganzen Organen) gemachten Unterkühlungsversuche nur ganz geringe Temperaturabfälle.

Müller-Thurgau[5]) unterkühlte ganze Blätter von Rose, Tulpe, Bohne auf — 3° acht Stunden lang. Ebenso maß er die Unterkühlung von Blättern im Freien. Er fand bis — 4° Unterkühlung. Die Lufttemperatur betrug — 1,3°[6]). Wie groß in diesen Fällen der Unterkühlungsgrad (Differenz von Eisbildungs- und Unterkühlungspunkt) war, ist nicht angegeben; er kann aber allerhöchstens 2° betragen haben.

Daß inframinimale Temperatur allein für sich den Kältetod nicht herbeiführen kann, ist oben nachgewiesen, doch scheint mir nach einer Beobachtung Molischs[7]) eine Schädigung der Protoplasten nicht ausgeschlossen. Molisch schreibt: „Staubfädenhaare von *Tradescantia* erlitten bei Unterkühlung bis — 9° während sechs Stunden keine Schädigung, außer daß sich der Protoplast von der Wand stellenweise abhob, also Wasser

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. p. 310 (Leipzig 1904).
[2]) Mez, l. c. p. 104. [3]) Mez, l. c. p. 98. [4]) Mez, l. c. p. 111.
[5]) Müller-Thurgau in Landw. Jahrbüchern XV, p. 489, 490.
[6]) Durch Ausstrahlung von Wärme sinkt die Temperatur der Blätter unter die Temperatur der umgebenden Luft. [7]) Molisch, l. c. p. 25.

ausstieß." Ist diese Beobachtung von Molisch richtig, so muß man m. E. eine Beeinträchtigung der Lebensfunktion des Protoplasten bei Unterkühlung annehmen. Denn nach Klemm[1]), der die mannigfachsten Einflüsse, die Desorganisationserscheinungen hervorrufen, studierte, deutet eine Turgorverminderung (um eine solche handelt es sich bei der von Molisch gemachten Beobachtung zweifellos) ein Agens an, das von geringer aber immerhin vorhandener Schädlichkeit ist. Klemm hält Kontraktionen des Protoplasmas für ein Zeichen, daß die beginnende Desorganisation nicht plötzlich zum Tode führt, sondern ein nur allmähliches Ableben veranlaßt. Es würde sich dabei also um Schädigung durch den Temperaturwechsel handeln, keineswegs aber um Kältetod. In die gleiche Kategorie von Schädigungen dürften die von Apelt[2]) beobachteten gehören, welche durch wiederholte Abkühlung eines Objektes bis dicht über den Todespunkt eintreten. Auch hier handelt es sich beim Eingehen der Versuchsobjekte nicht um typischen Kältetod, sondern um nicht genauer definierbare, aber stets vorhandene Schwächungen der Protoplasten durch die Kälte.

2. Über verschiedene Unterkühlungspunkte verschiedener Gewebe desselben Pflanzenteils.

Daß Differenzen zwischen den Erfrierpunkten der verschiedenen Gewebe eines Pflanzenteils bestehen, ist schon lange bekannt[3]). Untersuchungen aber über Differenzen der eutektischen Punkte und Gefrierpunkte von verschiedenen Geweben eines und desselben Pflanzenteils wurden noch nicht angestellt. Anlaß zu diesen Versuchen gab die Beobachtung, daß bei stark sukkulenten Pflanzen die eutektischen Punkte völlig konstant waren, sobald man Stücke aus ein und demselben Gewebe nahm, daß dies jedoch nicht der Fall war, wenn man Stücke benutzte, die sowohl parenchymatisches Wassergewebe als auch Chlorophyllgewebe enthielten. Die Untersuchungen wurden mit einer größeren Anzahl von sukkulenten Pflanzen angestellt. Zuerst wurde von jedem Objekt die genaue Temperaturkurve sowohl der Chlorophyllschicht, als des zentralen Wassergewebes aufgenommen. Diese Kurven ließen zwischen den eutektischen Punkten der beiden Gewebsschichten große Differenzen erkennen, während für den Beginn des Gefrierens bei den Gewebsschichten nur eine geringe Differenz zu konstatieren war. Die beigefügte Tabelle zeigt dies deutlich (siehe Tabelle XIX).

Von den Faktoren, welche einen Einfluß auf die Lage der eutektischen Punkte haben konnten, lag am nächsten, den verschiedenen Gehalt an gelösten Salzen dafür verantwortlich zu machen. Es wurde daher das spezifische Gewicht der Preßsäfte beider Gewebsschichten bestimmt.

Als Objekte waren *Agave americana* und *Euphorbia antiquorum* geeignet. Die Chlorophyllschicht wurde bei beiden von dem Wassergewebe

[1]) P. Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle, in Pringsheims Jahrbüchern für wissensch. Botanik, Bd. 28 (1905), p. 675.

[2]) Apelt, l. c. p. 44. [3]) Molisch, l. c. p. 30; Apelt, l. c. p. 35 ff.

sorgfältig getrennt und die Preßsäfte gesondert gewonnen, doch so, daß die Grenzschicht zwischen beiden Gewebsarten nicht verwendet wurde. Die Preßsäfte wurden filtriert, um sie völlig klar zu bekommen, und dann ihr spezifisches Gewicht mit Hilfe des Pyknometers bestimmt. Es ergab sich, daß der Saft der Chlorophyllschicht ein größeres spezifisches Gewicht besaß, als der Saft des zentralen Wassergewebes (s. Tabelle XX). Dieser Unterschied ist auf größeren Gehalt an gelösten Salzen und osmotischen Stoffen überhaupt zurückzuführen. Die Tabelle zeigt die Differenzen zwischen den eutektischen Punkten der Gewebsschichten und den dazu gehörigen spezifischen Gewichten.

Tabelle XX.

Gewebsschicht	Spezifisches Gewicht	Beginn des Gefrierens	Eutektischer Punkt	Todespunkt
	1. Agave americana.			
Chlorophyllschicht .	1,01121	—0,68°	—5,65°	—6,6°
Wassergewebe . .	1,01032	—0,65°	—4,20°	—5,9°
Differenz	0,00089	0,03°	1,45°	0,7°
	2. Euphorbia antiquorum.			
Chlorophyllschicht .	1,00649	—0,70°	—6,30°	—9,30°
Wassergewebe . .	1,00504	—0,75°	—3,09°	—5,70°
Differenz	0,00145	0,05°	3,21°	3,60°

Dieses Resultat wirft ein eigenartiges Licht auf die Bedeutung der Unterkühlung. Wie oben (p. 372) schon gezeigt wurde, hat die Konzentration der Zellsäfte direkt keinen Einfluß auf den Unterkühlungsgrad, doch verursachen alle unterkühlungshemmenden Faktoren bei stärker konzentrierten Lösungen viel leichter ein Erstarren, als bei schwächer konzentrierten. Da nun der Zellsaft in der Rindenschicht, wie oben nachgewiesen wurde, eine bedeutendere Konzentration an gelösten Stoffen besitzt, als der des Wassergewebes, so werden die überall in der Natur in Erscheinung tretenden unterkühlungshemmenden Faktoren eine größere Unterkühlung unmöglich machen. Und da beim Zellsaft des Chlorophyllgewebes, infolge seiner größeren Konzentration eine viel größere Erstarrungswahrscheinlichkeit vorliegt, und die Eisbildung sich augenblicklich durch die Pflanze fortpflanzt, ist in der Natur, wo überall innerhalb desselben Pflanzenkörpers Zellen mit verschiedener Konzentration des Zellsaftes vorkommen, eine sehr tiefe Unterkühlung kaum möglich. Das zentrale Wassergewebe, welches infolge seiner Zellsaftbeschaffenheit eine tiefere Unterkühlung zuließe, wird durch die bald eintretende Erstarrung der Rindenschicht zur Eisbildung mit fortgerissen. Dies ist ein weiterer Grund, die Bedeutung der Unterkühlung für das Leben der Pflanzen nicht allzu hoch anzuschlagen. Meine Anschauung steht mit der Müller-Thurgaus[1]) und Molischs[2]), welche

[1]) Müller-Thurgau, Landw. Jahrbücher, IX, p. 185. [2]) Molisch, l. c. p. 18.

gerade in der Konzentration des Zellsaftes ein unterkühlungsförderndes Moment sahen, in Widerspruch, doch stütze ich meine Ansicht auf die physikalisch-chemischen Arbeiten von de Coppet[1]), Jaffé[2]) und Ostwald[3]).

Die Unterkühlung ist eine Begleiterscheinung und Folge des kapillaren Aufbaues der Pflanze, trägt aber kaum zum Schutze des Lebens in der Pflanze bei Temperaturwechsel bei.

Zusammenstellung.

Die Resultate der vorstehenden Arbeit über Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen können in folgende Sätze kurz zusammengefaßt werden:

1. Der Kältetod der Pflanzen tritt niemals im Zustand der Unterkühlung der Zellsäfte ein, mag dieselbe so tief unter den spezifischen Todespunkt getrieben werden wie nur möglich.

2. Der typische Kältetod tritt auch bei megathermen Pflanzen niemals über dem Eispunkt ein.

Satz 1 und 2 zusammengezogen bedeuten: Zum Eintritt des typischen Kältetodes ist Eisbildung in den Geweben notwendig.

3. Diese Eisbildung an sich allein ist gleichfalls nicht die Ursache des typischen Kältetodes.

4. Die Todesursache wird gebildet gemeinsam durch Eintreten der Eisbildung und Abkühlung unter das jeweilige spezifische Minimum, welches unter Umständen außerordentlich tief unter dem eutektischen Punkt der Salzmischungen im Zellsaft liegen kann.

5. Der Kältetod tritt nicht ein infolge der Aussalzung im Zellsaft oder Protoplasma gelöster Eiweißstoffe oder Fermente.

6. Auch die Aktivierung der Phosphorsäure in phosphorhaltigen Eiweißstoffen durch die Kälte ist nicht Ursache des Kältetodes.

7. Das Unterkühlungsphänomen hat für die Lebenserhaltung der Pflanzen keine irgendwie in Betracht kommende Bedeutung.

8. Das Unterkühlungsphänomen bei Pflanzen ist überhaupt im wesentlichen ein Laboratoriumsexperiment und tritt im Leben viel seltener und in sehr viel geringerer Tiefe auf, als dies bisher allgemein angenommen wurde.

9. Die früher gemachten Beobachtungen über Unterkühlungshemmung, speziell durch in der Flüssigkeit gelöste Luft sowie durch Pflanzenschleim, wurden bestätigt.

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung und unter Leitung des Herrn Prof. Mez, der mir auch die ihm gehörenden Apparate gütigst zur Verfügung stellte, ausgeführt; es sei mir gestattet, für die ständig mir zuteil gewordene liebenswürdige Unterstützung auch an dieser Stelle herzlichst zu danken.

[1]) de Coppet, zitiert bei Ostwald, Allgemeine Chemie, II², p. 752.

[2]) Jaffé, Studien an übersättigten Lösungen, Zeitschrift für physikalische Chemie, Bd. 43, p. 574, 583.

[3]) W. Ostwald, Allgemeine Chemie, I, p. 993 ff.; II², 382 ff., 704 ff.

Anhang.

Tabelle III (siehe Text Seite 366).

1. *Verbascum phlomoides* (Blattstiel).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unter-kühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—100	—52	48	11,4
—120	—58	62	10,3
—91	—47	44	10,3
—139	—62	77	9,5
—99	—45	54	9,5
—105	—56	49	9,5
—90	—53	37	9,5
—80	—49	31	9,5
—131	—56	75	8,7
—112	—45	67	8,1
—70	—50	20	8,0
—132	—57	75	7,6
—117	—49	68	7,6
—111	—61	50	7,6
—132	—60	72	6,7
—104	—52	52	6,7
—105	—58	47	6,3
—135	—58	77	5,0

2. *Sedum spectabile* (Blatt).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unter-kühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—100	—30	70	7,6
—113	—25	88	6,3
—63	—18	45	6,3
—99	—31	68	6,0
—62	—22	40	6,0
—98	—14	84	5,4
—131	—27	104	5,2
—118	—26	92	3,9
—125	—34	89	3,9
—90	—33	57	3,5
—110	—32	78	2,6

3. *Rumex obtusifolius* (Blattstiel).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unterkühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—106	—36	70	6,7
—97	—29	68	6,3
—107	—34	73	6,0
—105	—35	70	6,0
—65	—39	26	6,0
—104	—34	70	5,7
—103	—37	66	5,7
—90	—30	60	5,7
—79	—37	42	5,7
—117	—40	77	5,4
—97	—36	61	5,4
—90	—36	54	5,2
—97	—32	65	4,8
—89	—41	48	4,8
—104	—39	65	4,6
—81	—55	26	3,8

4. *Yucca filamentosa* (Blatt).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unterkühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—68	—39	29	8,7
—75	—45	30	8,1
—66	—48	18	8,1
—60	—52	8	8,1
—78	—60	18	7,6
—81	—61	20	7,1
—70	—55	15	7,1
—87	—55	32	6,7
—78	—48	30	6,7
—88	—73	15	6,3
—79	—38	41	6,0
—85	—58	27	5,7
—75	—58	17	5,7
—82	—65	17	5,4
—89	—64	25	5,0

5. *Helleborus hybridus* (Blattstiel).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unterkühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—115	—89	26	8,7
—110	—85	25	7,6
—111	—99	18	7,6
—121	—95	26	7,1
—123	—86	37	6,7
—138	—110	28	6,7
—131	—103	28	6,7
—100	—76	24	6,7
—130	—107	23	6,7
—100	—85	15	6,3
—133	—101	32	6,0
—126	—95	31	6,0
—93	—72	21	6,0
—110	—82	28	6,0
—129	—87	42	4,8
—120	—100	20	4,8

6. *Sedum purpurascens* (Blatt).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unterkühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—102	—15	87	14,2
—100	—15	85	9,5
—99	—20	79	9,5
—90	—21	69	9,5
—114	—19	95	7,6
—104	—18	86	7,6
—90	—17	73	7,6
—104	—14	90	7,1
—78	—12	66	6,3
—119	—18	101	6,0
—115	—19	96	6,0
—104	—17	87	6,0
—122	—16	106	5,7
—98	—14	84	5,7
—130	—18	112	5,0

7. *Papaver pinnatifidum* (Blütenstengel).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unter-kühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—103	—38	65	7,6
—80	—34	46	7,6
—72	—35	43	7,1
—102	—32	70	5,7
—103	—36	67	5,4
—88	—31	57	5,2
—103	—38	65	5,0
—103	—41	62	5,0
—100	—34	66	4,8
—107	—31	76	4,6
—78	—40	38	4,6
—95	—58	37	4,2
—108	—40	68	4,0
—100	—38	62	4,0

8. *Rhododendron canadensis* (Blattstiel).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unter-kühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—99	—70	29	7,6
—91	—69	22	5,0
—84	—62	22	5,0
—75	—57	18	4,8
—94	—63	31	4,6
—62	—51	11	4,6
—96	—55	41	4,4
—70	—47	23	4,4
—88	—72	17	3,9
—89	—72	17	3,9
—89	—55	34	3,8
—75	—50	25	3,7
—100	—62	38	3,6
—102	—66	36	3,3

9. *Hedera Helix* (junger Stengelteil).

1 Skalenteil = 0,0926° C.

Unter-kühlung Skalenteile	Anstieg Skalenteile	Unterkühl.-grad Skalenteile	Abkühl.-geschwind. bei —3,7° C. Grad C. pro '
—116	—65	51	8,1
—104	—65	39	8,1
—108	—75	33	8,1
—117	—69	48	7,6
—110	—66	44	7,6
—103	—72	31	7,6
—105	—78	27	7,6
—98	—75	23	7,6
—104	—76	28	6,7
—80	—65	15	6,7
—122	—66	56	6,3
—118	—63	55	6,0
—121	—80	41	6,0

Tabelle IX*) (siehe Text Seite 380).

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. — 1. *Saxifraga crassifolia.* — Todespunkt bei —12,6° C.

Nullpunkt = 0,0° C.	Grad Celsius				—4,65°					—9,3°					—13,95°					—18,3°				—22,02°
	Skalenteile	—10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240
Anzahl der Sekunden, die das Objekt braucht, um von dem angegebenen Skalenteil um weitere 10 Skalenteile = 0,926° zu fallen.		—	15"	10"	16"	**56"**	17"	17"	19"	23"	***26"***	20"	15"	10"	8"	8"	5"	6"	5"	6"	5"	—	—	—	—
		—	18	12	10	**15**	3	7	8	12	12	*18*	14	10	6	6	6	5	4	5	5	4	3	—	—
		—	19	18	8	6	7	3	5	5	8	**16**	**16**	15	9	4	4	5	4	3	—	—	—	—	—
			—	15	12	3	5	4	6	11	17	17	**20**	11	9	6	4	4	3	4	4	—	—	—	—
			11	18	11	13	28	32	18	**34**	28	18	13	12	7	6	6	5	6	5	6	—	—	—	—
			—	—	6	7	7	8	17	36	**44**	27	16	12	10	9	9	8	7	5	6	8	9	—	—
			15	10	11	9	13	15	18	**47**	37	23	15	14	10	6	6	7	6	7	5	6	6	5	5
			—	38	52	**55**	45	35	35	28	22	18	17	16	13	11	11	9	12	10	12	8	9	11	—
			20	12	11	10	9	15	16	24	30	**33**	26	16	13	12	11	7	7	7	8	6	8	7	9
			40	28	17	10	10	**38**	37	31	23	21	13	9	9	10	9	10	8	7	9	9	10	10	—
			36	24	15	12	12	13	19	32	**49**	40	30	26	18	15	10	9	8	8	8	8	8	10	—
			40	22	20	15	9	9	8	12	27	**35**	**35**	21	19	14	13	8	6	5	6	5	7	8	—
			15	15	15	15	10	15	31	29	**37**	28	22	19	14	12	11	12	9	8	9	10	11	12	—

Todespunkt —12,6° C.

*) 1. Die fetten Ziffern geben das Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit an, an der betreffenden Stelle wird also durch einen Kristallisationsvorgang im Innern des Objekts Wärme erzeugt!

2. Die Zahlen rechts von der mit Todespunkt bezeichneten Linie geben die Abkühlungsgeschwindigkeit beim Todespunkt an.

b) 1 Skalenteil = 0,02° C.; Kühlstelle KCl + Eis. Siehe Anmerkung S. 398.

Nullpunkt	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																								
		240	230	220	210	200	190	180	170	160	150	140	130	120	110	100	90	80	70	60	50	40	30	20	+10	0
	Skalenteil																									
—10,4° C.	—110	—	—	16″	11″	**13″**	8″	7″	6″	9″	5″	6″	6″	9″	5″	4″	4″	5″	5″	3″	4″	4″	2″	2″	3″	4″
—10,5° C.	—105	—	—	6	7	7	6	5	6	**8**	6	5	5	5	4	5	4	5	4	3	4	5	4	3	3	4
—10,4° C.	—110	—	**16**	11	9	10	10	9	7	6	6	5	5	5	5	6	4	3	5	5	5	4	3	3	2	3
—10,5° C.	—105	—	—	5	10	9	10	16	27	**30**	26	18	15	13	12	11	9	7	6	7	8	5	5	5	4	5
—10,4° C.	—110	11	6	6	10	13	13	14	17	20	21	**27**	14	13	13	12	10	9	9	8	8	7	6	6	6	6
—10,7° C.	—95	14	13	14	**15**	14	13	12	10	10	10	9	7	6	6	6	6	5	5	5	4	4	5	4	3	4
—10,5° C.	—105	**28**	19	13	13	11	8	7	8	6	7	4	9	6	4	4	5	3	4	4	3	3	3	2	3	2

Nullpunkt	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																	
		0	—10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170
	Skalenteile																		
—10,4° C.	—110	4″	4″	4″	4″	3″	4″	3″	4″	4″	3″	3″	4″	3″	3″	3″	—	—	—
—10,5° C.	—105	4	3	2	2	3	2	2	3	2	2	3	2	2	3	2	—	—	—
—10,4° C.	—110	3	2	2	3	2	2	2	3	2	2	3	2	3	2	2	—	—	—
—10,5° C.	—105	5	4	3	3	3	3	2	3	2	3	3	2	2	2	2	—	—	—
—10,4° C.	—110	6	6	5	4	3	4	4	3	4	3	3	4	3	3	3	4	—	—
—10,7° C.	—95	4	3	3	3	4	3	3	2	2	3	2	2	3	2	1	1	—	—
—10,5° C.	—105	2	2	1	2	1	2	1	2	2	1	1	2	2	1	1	1	—	—

Todespunkt —12,6° C.

c) 1 Skalenteil = 0,0102° C.; Kühlstelle KCl + Eis. Siehe Anmerkung S. 398.

Nullpunkt	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile												
		220	180	140	100	60	+20	—20	60	100	140	180	220	260
	Skalenteile													
—10,7° C.	—190	9″	8″	8″	9″	8″	6″	6″	6″	5″	5″	5″	5″	5″
—10,6° C.	—200	17	15	15	11	12	11	10	10	11	10	9	9	8
—10,5° C.	—210	26	16	16	11	11	9	8	9	8	7	6	6	6
—10,6° C.	—200	8	7	5	5	5	4	4	3	3	4	3	3	3

Todespunkt —12,6° C.

Tabelle X (siehe Text S. 380).

2. *Helleborus hybridus* (Blattstiel).

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. Todespunkt bei — 11,6° C.

Nullpunkt	Todespunkt		—0,93°	—1,86°	—2,79°	—3,72°	—4,65°	—5,58°	—6,51°	—7,44°	—8,37°	—9,30°	—10,23°	—11,16°	—12,09°	—13,02°	—13,95°	—14,88°	—15,81°	—16,74°	—17,67°	—18,60°	—19,53°	—20,46°		
		Skalenteile																								
		0	—10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240
0,0° C.	—11,6° C.	50″	*80″*	24″	11″	10″	10″	17″	**25″**	23″	16″	19″	23″	***22″***	20″	17″	15″	13″	14″	13″	12″	—	—	—	—	—
		—	—	22	16	16	16	27	**29**	**29**	27	26	31	33	***37***	25	25	19	21	22	22	29	—	—	—	—
		—	—	19	**21**	17	12	10	10	13	13	12	15	***17***	13	13	12	10	11	10	9	6	6	7	7	7
		—	—	38	12	10	10	11	16	28	**30**	25	24	23	***33***	32	21	20	16	12	13	14	16	17	18	—
		50	32	19	19	19	20	24	23	24	**27**	21	20	20	22	***27***	18	6	4	4	9	9	10	11	12	—
		23	22	23	20	15	12	8	16	**34**	21	28	29	***30***	25	24	23	16	18	14	10	8	10	8	8	7
		7	27	17	10	10	12	10	15	16	**17**	14	16	24	21	***25***	21	16	13	11	9	8	6	6	6	4
		44	18	8	9	**10**	8	7	8	12	12	14	16	18	19	***29***	23	17	17	10	10	7	7	6	5	6

Todespunkt — 11,6° C.

Hier scheint beim Todespunkt ein thermischer Vorgang stattzufinden, doch ist das nicht der Fall; das schräg-fettgedruckte Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit wird durch den eutektischen Punkt der Chlorophyllschicht verursacht, während das fettgedruckte Minimum hier allein in Betracht kommt; es ist der eutektische Punkt des zentralen Wassergewebes, für das der oben angeführte Todespunkt gilt. Die Rindenschicht hatte einen viel tieferen Todespunkt. Es kommt diese Differenz der eutektischen Punkte später zur Sprache, pag. 390f. Daß von einem Kristallisationsvorgang beim Todespunkt nicht die Rede sein kann, zeigen die folgenden Tabellen.

b) 1 Skalenteil = 0,0202° C.

Nullpunkt [KCl+Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																									
	Skalenteil	260	240	220	200	180	160	140	120	100	80	60	40	+20	0	—20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
— 10,2° C.	—70	—	5″	5″	8″	7″	7″	9″	10″	11″	**16″**	13″	10″	10″	10″	8″	8″	8″	7″	7″	7″	5″	4″	4″	—	—	—
— 10,5° C.	—55	—	5	5	7	6	7	7	10	16	28	**34**	19	18	14	11	9	8	7	6	5	5	5	6	5	—	—
— 10,4° C.	—60	5	6	5	8	8	8	11	11	11	13	**14**	13	14	13	11	11	11	**9**	8	8	5	5	5	6	5	—
— 10,6° C.	—50	—	—	19	14	11	10	9	10	**13**	10	9	7	8	9	7	6	7	5	5	5	5	5	5	5	—	—
— 10,4° C.	—60	—	12	10	10	10	10	8	12	13	15	19	**21**	15	14	12	11	11	8	9	8	7	7	7	7	7	—
— 10,5° C.	—55	—	—	—	—	17	13	12	**17**	**17**	15	15	14	11	10	8	9	6	6	6	5	6	6	6	4	3	—
— 10,4° C.	—60	—	—	—	—	—	—	—	17	17	19	**27**	25	19	15	12	11	10	8	7	7	8	7	5	5	5	—

Todespunkt — 11,6° C.

c) 1 Skalenteil = 0,0102° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																
	Skalenteil	240	210	180	150	120	90	60	+30	0	−30	60	90	120	150	180	210	240
−10,8° C.	−80	—	**15″**	10″	8″	7″	7″	7″	5″	7″	4″	5″	3″	3″	4″	3″	4″	—
−10,7° C.	−90	**9**	8	6	6	6	6	5	6	6	5	6	4	4	3	4	—	—
−10,5° C.	−110	—	—	**23**	15	15	12	11	11	11	10	9	8	8	7	6	7	8
−10,4° C.	−110	7	**8**	6	5	5	7	6	6	6	7	7	7	7	6	6	7	7
−10,4° C.	−110	**20**	20	14	13	12	12	11	9	9	8	6	6	7	6	7	6	—

Todespunkt −11,6° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																								
	Skalenteil	240	220	200	180	160	140	120	100	80	60	40	+20	0	−20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
−10,4° C.	−120	—	—	—	7″	8″	7″	6″	6″	6″	7″	6″	5″	6″	4″	4″	3″	4″	4″	3″	3″	3″	2″	4″	3″	—
−10,3° C.	−130	—	10	9	5	5	4	5	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	—	—
−10,3° C.	−130	—	12	8	7	6	**10**	6	3	4	**3**	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	—	—

Todespunkt −11,6° C.

Tabelle XI*) (siehe Text Seite 380).

3. *Anemone japonica* (Blütenstengel).

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. Todespunkt bei −7,2° C.

Nullpunkt	Todespunkt	0°					−4,65°					−9,3°					−13,95°					−18,60°		
		Skalenteile																						
		0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220
0,0° C.	−7,2° C. = bei −78 Skalenteilen	47″	*52″*	23″	20″	11″	36″	**51″**	49″	43″	31″	29″	22″	19″	19″	14″	13″	14″	19″	28″	26″	—	—	—
		—	*55*	25	18	11	8	15	28	**35**	31	29	23	14	13	12	10	9	7	7	6	6	—	—
		—	*30*	13	13	11	13	13	18	**32**	26	19	16	14	13	8	7	7	7	6	5	4	—	—
		6	*45*	19	13	11	12	**53**	20	**24**	18	17	15	14	9	6	7	5	4	4	4	4	—	—
		—	*39*	20	16	15	12	22	27	**35**	**35**	20	17	14	12	11	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	*55*	21	8	7	9	13	17	**35**	33	32	16	14	13	10	9	7	5	5	6	7	—	—

Todespunkt −7,2° C.

*) Vergleiche hierzu die Bemerkung zu Tabelle X (p. 400). Da die eutektischen Punkte der Chlorophyllschicht und des zentralen Wassergewebes hier jedoch nicht scharf auseinanderfallen, mußte von einer differenten Bezeichnung der eutektischen Punkte abgesehen werden.

b) 1 Skalenteil = 0,0202° C.

Nullpunkt [Rohrzucker + Eis]	Todespunkt berechnet bei Skalenteile	260	240	220	200	180	160	140	120	100	80	60	40	+20	0	−20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
−8,4° C.	+60	27″	26″	18″	**21″**	19″	18″	16″	16″	16″	12″	11″	10″	11″	11″	10″	9″	7″	7″	6″	5″	7″	7″	7″	—	—	—
−8,0° C.	+40	12	15	15	20	**22**	18	14	14	13	10	9	8	7	8	7	7	7	5	4	5	4	5	4	—	—	—
−8,0° C.	+40	—	—	—	—	—	18	20	**25**	**25**	24	23	24	18	19	16	12	10	8	9	8	8	7	7	—	—	—
−7,8° C.	+30	8	6	5	7	8	8	12	**17**	**17**	15	15	15	13	12	10	10	9	7	5	5	5	4	4	—	—	—
−7,2° C.	0	—	6	6	7	8	10	7	8	11	**14**	13	12	11	11	12	10	6	7	7	5	4	4	4	—	—	—

Todespunkt −7,2° C.

c) 1 Skalenteil = 0,0102° C.

Nullpunkt [Rohrzucker + Eis]	Todespunkt berechnet bei Skalenteile	260	230	200	170	140	110	80	50	+20	−10	40	70	100	130	160	190	210	240
−8,0° C.	+80	**13″**	**13″**	12″	11″	8″	8″	8″	6″	6″	7″	6″	5″	6″	5″	6″	6″	—	—
−7,2° C.	0	15	20	**21**	19	19	16	14	15	14	10	10	8	8	9	7	8	7	—
−7,1° C.	−10	17	17	17	**19**	18	14	15	14	13	11	9	9	9	9	9	7	5	—

Todespunkt −7,2° C.

Nullpunkt [Rohrzucker + Eis]	Todespunkt berechnet bei Skalenteile	260	240	220	200	180	160	140	120	100	80	60	40	+20	0	−20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220
−7,0° C.	−20	—	—	—	—	**16″**	15″	12″	12″	7″	7″	7″	7″	6″	6″	6″	5″	4″	4″	4″	4″	3″	4″	3″	3″	—
−6,9° C.	−30	**21**	16	13	10	8	8	7	9	8	6	6	6	5	5	4	4	4	3	3	4	3	—	—	—	—

Todespunkt −7,2° C.

Tabelle XII (siehe Text Seite 380).

4. *Yucca filamentosa* (Blatt).

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. Todespunkt —10,9° C.

Nullpunkt	Todespunkt				—4,65°				—9,3°						—13,95°					—18,6°	
		Skalenteile																			
		—20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210
0,0° C.	—10,9° C.	—	22″	31″	29″	**37″**	22″	21″	20″	20″	17″	16″	12″	13″	12″	10″	9″	10″	9″	9″	—
	= —118	35	41	13	10	12	**20**	18	14	12	10	9	10	10	7	8	8	7	6	—	—
	Skalenteilen	—	**35**	25	21	20	15	13	12	11	11	8	8	9	9	10	9	7	7	7	—
		—	20	22	20	**23**	22	15	12	13	13	13	11	9	9	8	8	8	8	8	—
		35	27	27	**46**	23	14	16	14	13	11	12	12	9	8	7	7	7	7	7	—
		38	16	10	**26**	19	11	10	10	10	10	8	7	6	6	6	6	6	4	—	—
		—	19	16	**20**	18	15	11	10	9	7	6	6	6	6	6	5	6	6	5	—
		55	21	15	8	11	**15**	12	9	9	10	8	7	5	5	5	4	4	4	5	—

Todespunkt —10,9° C.

b) 1 Skalenteil = 0,0202° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																
	Skalenteil	240	210	180	150	120	90	60	+30	0	—30	60	90	120	150	180	210	240
—10,6° C.	—15	**11″**	10″	9″	9″	9″	9″	8″	8″	7″	5″	4″	3″	4″	5″	5″	4″	—
—10,5° C.	—20	**16**	13	11	11	11	12	11	10	9	7	8	8	8	7	6	—	—
—10,5° C.	—20	—	—	**13**	13	12	8	7	7	6	6	6	5	5	5	4	4	3
—10,3° C.	—30	**14**	13	12	11	10	9	8	8	8	7	7	5	5	5	4	3	3
—10,3° C.	—30	7	6	7	5	4	5	5	4	4	5	5	4	5	5	4	—	—
—10,2° C.	—35	13	17	21	**24**	21	15	12	11	9	7	6	5	5	6	4	5	—
—10,2° C.	—35	12	**14**	13	12	10	11	11	12	11	8	9	7	7	6	6	6	—
—10,2° C.	—35	16	18	17	**19**	18	18	16	17	16	14	13	13	14	13	—	—	—
—10,0° C.	—45	**15**	13	12	12	12	12	11	8	7	7	6	6	5	5	5	5	—

Todespunkt —10,9° C.

c) 1 Skalenteil = 0,0102° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile												
		240	200	160	120	80	+40	0	−40	80	120	160	200	240
	Skalenteil													
−10,5° C.	−40	**11″**	8″	9″	8″	9″	8″	6″	6″	5″	7″	6″	5″	—
−10,5° C.	−40	—	**15**	10	9	6	6	6	6	5	5	5	5	—
−10,4° C.	−50	11	**12**	11	10	8	7	7	8	7	6	6	7	—
−10,4° C.	−50	8	7	8	8	7	6	6	5	4	5	5	—	—
−10,3° C.	−60	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	—
−10,2° C.	−70	9	9	8	8	7	7	6	6	5	5	5	5	—
−10,2° C.	−70	10	9	9	7	6	6	8	7	8	7	6	7	—
−10,2° C.	−70	—	**15**	10	9	6	6	6	6	5	5	5	5	—

Todespunkt −10,9° C.

Tabelle XIII (siehe Text Seite 380).

5. *Tradescantia pilosa* (Stengel).

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. Todespunkt −6,9° C.

Nullpunkt	Todespunkt	0°					−4,65°					−9,3°					−13,95°					−18,6°	
		Skalenteile																					
		0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210
0,0° C.	−6,9° C.	—	—	45″	30″	27″	**53″**	45″	43″	20″	21″	13″	13″	10″	10″	10″	10″	—	—	—	—	—	—
	= −75	5	55	28	13	10	19	**41**	17	14	13	12	11	8	7	5	5	5	5	5	4	5	4
	Skalenteilen	—	20	12	12	14	17	**18**	17	12	12	10	10	7	5	6	4	4	3	3	3	3	3
		41	36	15	10	19	**32**	23	16	13	10	9	9	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		40	20	10	10	10	10	**14**	10	9	6	5	4	4	3	3	3	3	3	3	4	3	—
		9	49	22	12	15	**35**	30	20	12	11	7	7	6	5	5	4	4	3	4	—	—	—
		14	49	17	15	17	29	**44**	24	20	10	9	7	6	6	6	6	6	4	5	4	4	—

Todespunkt −6,9° C.

b) 1 Skalenteil = 0,0202° C.

Nullpunkt [$ZnSO_4$ + Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																							
		240	220	200	180	160	140	120	100	80	60	40	+ 20	0	— 20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220
	Skalenteil																								
— 6,05° C.	— 43	—	—	—	12″	12″	**15″**	13″	12″	12″	12″	12″	12″	9″	9″	8″	7″	8″	7″	8″	7″	—	—	—	—
— 6, ° C.	— 45	—	—	23	12	11	8	8	10	**15**	14	13	10	10	10	9	8	7	7	6	4	4	4	4	3
— 6,1° C.	— 40	24	10	9	8	7	7	10	12	**16**	12	11	11	9	10	8	7	5	5	4	4	4	4	3	3
— 6,0° C.	— 45	—	—	—	11	7	6	8	9	11	**13**	12	10	10	10	10	10	7	7	5	5	3	3	3	—
— 6,0° C.	— 45	—	—	—	6	9	8	**13**	10	10	10	10	10	10	7	6	5	6	4	4	3	4	3	3	—
— 6,05° C.	— 43	—	—	—	10	10	10	**13**	12	10	9	9	9	7	8	7	6	6	5	4	4	3	3	3	3

Todespunkt — 6,9° C.

c) 1 Skalenteil = 0,0102° C.

Nullpunkt [$ZnSO_4$ + Eis]	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																
		240	210	180	150	120	90	60	+ 30	0	— 30	60	90	120	150	180	210	240
	Skalenteil																	
— 6,2° C.	— 70	12″	12″	13″	**21″**	20″	15″	14″	11″	10″	10″	7″	7″	6″	6″	5″	5″	—
— 6,2° C.	— 70	9	10	11	11	14	**15**	12	11	10	8	9	9	8	6	6	4	—
— 6,3° C.	— 60	10	6	10	**14**	**14**	10	9	8	7	7	7	7	7	5	3	3	—
— 6,2° C.	— 70	9	9	9	11	**13**	11	10	8	7	7	7	7	7	6	5	4	—
— 6,2° C.	— 70	6	7	**10**	**10**	9	9	8	9	7	6	6	6	5	6	5	—	—
— 6,2° C.	— 70	10	9	12	**13**	10	7	7	6	6	6	6	6	6	5	4	4	—
— 6,2° C.	— 70	10	**13**	12	11	10	10	9	10	9	7	7	6	5	5	6	5	—
— 6,2° C.	— 70	—	8	7	7	8	8	9	8	7	7	7	7	8	8	8	6	—

Todespunkt bei — 6,9° C.

Tabelle XIV (siehe Text Seite 380).

6. *Agave americana.*

a) 1 Skalenteil = 0,070° C. Todespunkt bei —5,7° C.

Nullpunkt	Todes-punkt																								
							—3,5°						—7,0°					—10,5°					—14,0°		
		+10	0	—10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220
0,0° C.	—5,7° C.	6″	*90″*	40″	30″	23″	5″	**31″**	21″	17″	16″	17″	16″	12″	7″	7″	7″	7″	7″	8″	7″	8″	9″	—	—
		—	—	*34*	23	20	19	16	**30**	**30**	23	17	15	11	8	8	8	8	7	8	8	8	—	—	—
		5	*55*	30	15	8	7	6	7	24	**31**	19	11	10	6	5	5	4	4	4	3	3	4	—	—
		—	*40*	13	8	7	6	6	7	13	**15**	11	9	6	4	4	4	3	2	3	3	3	3	—	—
		6	*33*	27	16	10	10	8	7	**23**	17	12	8	6	5	4	3	3	3	3	2	2	3	2	3
		4	25	*37*	22	12	9	6	9	**36**	27	15	9	8	6	5	5	4	4	4	3	4	3	—	—
		5	35	*50*	37	28	20	25	**50**	45	35	21	15	10	7	7	6	5	6	7	6	5	5	4	4
		4	*40*	*40*	20	10	8	6	16	**36**	30	20	13	8	**7**	5	4	4	4	4	4.	3	4	3	—

Vergleiche Bemerkung von Tabelle XIa. Todespunkt —5,7° C.

b) 1 Skalenteil = 0,0166° C.; Kühlstelle $ZnSO_4$ + Eis.

Nullpunkt	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																								
		240	220	200	180	160	140	120	100	80	60	40	+20	0	—20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
	Skalenteil																									
—6,00° C.	+18	**11″**	**11″**	10″	10″	10″	9″	11″	10″	9″	7″	7″	7″	6″	5″	6″	6″	6″	6″	6″	5″	5″	5″	4″	4″	5″
—5,80° C.	+6	4	7	8	6	5	7	7	6	7	**10**	8	*9*	8	*8*	7	8	6	6	6	6	5	5	4	—	—
—5,30° C.	—24	16	**20**	16	13	11	10	10	9	6	6	7	6	6	7	8	6	6	6	6	6	7	7	5	7	5
—5,50° C.	—12	—	—	—	**19**	11	9	8	6	6	7	6	6	7	8	6	7	8	6	7	7	7	8	8	10	—
—5,2° C.	—30	**23**	15	10	9	6	6	5	6	5	7	7	7	7	6	7	7	8	8	9	10	9	10	11	—	—
—5,0° C.	—36	**27**	25	20	13	11	8	7	8	7	6	5	6	6	7	6	7	7	9	9	12	14	—	—	—	—

Todespunkt —5,7° C.

c) 1 Skalenteil = 0,0077° C.; Kühlstelle $ZnSO_4$ + Eis.

Nullpunkt	Todespunkt berechnet bei	Skalenteile																
		240	210	180	150	120	90	60	+30	0	—30	60	90	120	150	180	210	240
—6,0° C.	Skalenteil +39	6″	6″	7″	7″	6″	6″	5″	*4″*	4″	5″	5″	4″	3″	4″	4″	3″	4″
		5	6	7	7	7	7	5	*5*	5	6	5	6	5	6	5	5	—
		4	4	4	4	5	4	4	*5*	4	4	3	2	3	3	3	2	3
		5	6	7	7	6	5	6	*5*	5	4	4	4	5	4	4	5	4

Todespunkt —5,7° C.

Tabelle XV (siehe Text Seite 380).

7. *Tradescantia virginica* (Stengel)

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. Todespunkt −5,5° C.

Nullpunkt	Todespunkt berechnet bei	0 (0°)	10	20	30	40	50 (−4,65°)	60	70	80	90	100 (−9,3°)	110	120	130	140	150 (−13,95°)	160	170	180	190	200 (−18,6°)
bei 0,0° C.	−5,5° C. = −60 Skalenteilen	9″	*60″*	22″	17″	17″	**45″**	43″	22″	18″	14″	13″	9″	10″	9″	8″	7″	—	—	—	—	—
		8	*41*	30	17	12	13	**29**	23	19	16	11	9	9	8	7	6	—	—	—	—	—
		—	*36*	18	12	5	10	**18**	16	16	16	13	9	9	7	6	6	6	5	5	—	—
		8	*35*	20	19	15	22	**26**	15	11	10	9	6	4	4	4	3	3	3	3	3	3
		7	*41*	23	11	9	**21**	20	18	14	13	10	7	7	4	4	4	4	4	4	4	3
		4	*49*	21	12	5	10	**17**	17	16	16	13	9	9	7	6	6	5	—	—	—	—
		7	7	*19*	8	6	4	**18**	15	15	10	8	7	5	5	4	4	4	3	3	3	3

Todespunkt −5,5° C.

b) 1 Skalenteil = 0,0202° C.

Nullpunkt $ZnSO_4$ + Eis	Todespunkt berechnet bei (Skalenteile)	230	220	210	200	190	180	170	160	150	140	130	120	110	100	90	80	70	60	50	40	30	20	+10	0
−6,5° C.	+50	12″	13″	11″	8″	8″	6″	4″	4″	6″	7″	5″	**10″**	7″	7″	5″	6″	6″	6″	6″	6″	6″	6″	5″	5″
−6,4° C.	+45	—	—	25	13	10	7	6	**10**	8	**10**	7	7	7	7	6	6	6	6	6	6	3	4	5	4
−6,3° C.	+40	35	15	13	10	11	11	10	7	8	8	7	6	8	**9**	8	8	7	7	7	6	7	7	7	6
−6,1° C.	+30	10	7	7	6	8	7	7	8	6	8	10	10	11	12	**14**	13	12	10	10	10	9	9	10	8

Todespunkt −5,5° C.

Nullpunkt $ZnSO_4$ + Eis	Todespunkt berechnet bei (Skalenteile)	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160
−6,5° C.	+50	5″	5″	4″	5″	4″	4″	4″	3″	3″	3″	4″	3″	4″	4″	5″	4″	3″
−6,4° C.	+45	4	4	5	4	4	3	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
−6,3° C.	+40	6	5	5	5	5	5	4	4	3	3	4	3	3	4	3	—	—
−6,1° C.	+30	8	6	6	6	6	6	6	6	5	5	5	5	5	4	4	4	3

Tabelle XVII (siehe Text Seite 381).

1 Skalenteil = 0,0926° C. 1. *Saxifraga crassifolia.* Temperaturkurve bis −40° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	−1,40°					−6,05°					−10,7°						−15,35°					−20,0°					−24,65°					−29,30			−33,0°
Skalenteile	+100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240
−10,7° C.	30″	14″	10″	11″	32″	**66″**	25″	20″	12″	11″	8″	7″	6″	6″	5″	5″	5″	4″	5″	4″	5″	4″	4″	4″	4″	5″	6″	5″	6″	6″	—	—	—	—	—
	—	—	8	18	39	**60**	27	19	10	8	9	8	7	7	7	4	4	4	5	4	4	5	5	4	4	5	3	5	4	4	3	4	3	—	—
	—	—	—	—	—	—	50	**75**	53	23	14	11	8	6	5	5	4	4	3	4	3	3	2	3	3	2	3	3	4	3	4	4	3	4	5
	—	—	—	—	—	—	—	—	**38**	22	22	15	8	7	5	4	5	5	4	4	4	4	4	4	5	5	4	4	5	4	5	5	4	5	4

Todespunkt −12,6° C.

1 Skalenteil = 0,0926° C. 2. *Helleborus hybridus.* Temperaturkurve bis −33° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	+6,44°		+0,86°			−4,72°			−10,3°			−15,88°			−21,4°			−27,0°			−33,0°
Skalenteile	160	140	120	100	80	60	40	+20	0	−20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
−10,3° C.	17″	13″	22″	20″	23″	**40″**	**40″**	37″	17″	16″	11″	10″	10″	10″	10″	9″	7″	7″	9″	10″	12″
	—	—	—	15	11	10	15	26	**53**	23	21	11	11	11	10	10	9	8	7	7	10
	—	—	—	20	16	11	14	30	**47**	27	20	12	10	9	10	9	9	7	9	10	11
	—	—	—	8	8	9	15	35	**38**	22	15	14	10	9	9	8	9	10	11	13	13

Todespunkt −11,6° C.

1 Skalenteil = 0,0926° C.

3. *Yucca filamentosa.*

Temperaturkurve bis −33° C.

Nullpunkt [KCl + Eis]	−0,6°					−5,3°				−10,0°					−14,7°						−19,4°					−24,1°					−28,8°			−32,5°	
Skalenteile	+100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240
−10,0° C	12″	22″	**23″**	15″	16″	15″	14″	13″	13″	14″	14″	11″	9″	9″	7″	6″	6″	6″	7″	7″	6″	5″	6″	5″	4″	5″	4″	4″	3″	4″	3″	—	—	—	—
	—	—	—	—	**13**	—	12	—	12	—	10	—	9	—	8		7	—	7	—	6	—	6	—	4	—	5	—	4	—	4	—	3	—	4
	9	—	5	—	12	—	**30**	—	24	—	15	—	12	—	8		6	—	5	—	4	—	5	—	4	—	4	—	4	—	3	—	4	—	4
	—	—	7	—	7	—	**26**	—	15	—	9	—	8	—	7		5	—	5	—	4	—	4	—	4	—	4	—	3	—	4	—	3	—	3
	—	—	—	—	—	—	—	**32**	—	—	22	—	—	5	—		4	—	—	5	—	—	4	—	—	4	—	—	3	—	—	4	—	—	3
	—	—	—	—	—	—	**30**	—	—	—	25	—	—	—	7		—	—	7	—	—	—	6	—	—	—	4	—	—	—	6	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	**42**	—	—	—	18	—	—	—	13		—	—	12	—	—	—	7	—	—	—	6	—	—	—	6	—	—	—	6
	—	—	—	—	—	—	**38**	—	—	—	22	—	—	—	10		—	—	7	—	—	—	5	—	—	—	5	—	—	—	5	—	—	—	5
	—	—	—	—	—	—	**38**	—	—	—	22	—	—	—	12		—	—	7	—	—	—	6	—	—	—	6	—	—	—	6	—	—	—	6

Todespunkt −10,9° C.

1 Skalenteil = 0,2° C.

4. *Anemone japonica.*

Temperaturkurve bis −30° C.

Nullpunkt −6,0° C. [Rohrzucker + Eis]	+4,0°					−6,0°						−16,0°					−26,8°					−36,0°		
Skalenteile	50	40	30	20	+10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170
Todespunkt −7,2° C.	5″	44″	47″	18″	17″	40″	35″	15″	11″	9″	9″	9″	9″	7″	9″	9″	10″	10″	—	—	—	—	—
	—	—	25	17	15	20	38	19	13	10	7	5	6	6	6	6	6	7	8	—	—	—	—
	—	—	—	11	14	15	15	14	12	7	5	5	6	6	5	7	8	8	9	—	—	—	—

Todespunkt −7,2° C.

Tabelle XVIII (siehe Text Seite 385).

Temperaturkurve des Preßsaftes von *Agave americana*.

1 Skalenteil = 0.070° C.

Nullpunkt 0,0°.

1. Preßsaft roh.

+7,0°					+3,5°					0°																				
															−3,5°					−7,0°					−10,5°					−14,0°
Skalenteile																														
+100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200
6″	6″	7″	8″	9″	10″	8″	8″	13″	13″	**18″**	—	—	sehr schneller Abfall																	
—	—	7	8	8	11	10	10	13	14	24	**44**	—	11	—	9	—	10	—	10	—	10	—	10	—	11	—	—	—	—	—
6	5	9	10	8	8	11	13	13	22	**50**	36	13	7	7	6	5	6	5	5	5	4	3	3	3	4	3	2	2	—	—
7	6	5	11	11	10	13	15	20	24	**75**	62	7	5	4	4	3	3	4	3	3	4	3	4	3	3	4	3	3	—	—
—	—	—	—	8	10	10	11	14	20	**80**	13	9	7	6	6	7	5	4	4	4	5	5	4	4	3	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	10	9	10	25	58	**87**	10	5	4	5	4	4	4	4	5	4	4	5	5	4	4	—	—	—	—	—

2. Preßsaft gereinigt (aufgekocht, filtriert).

—	—	—	8″	11″	15″	18″	14″	23″	19″	**32″**	20″	6″	5″	5″	5″	4″	5″	5″	4″	4″	5″	5″	4″	4″	4″	5″	5″	4″	—	—
—	—	—	—	6	5	6	5	5	6	**12**	4	—	sehr schneller Abfall																	
—	6	7	8	8	9	10	10	9	14	**17**	5	—	sehr schneller Abfall																	
—	—	—	—	—	15	15	17	20	12	**24**	12	—	5	—	4	—	4	—	4	—	4	—	5	—	4	—	4	—	4	—
—	—	—	—	—	7	9	6	6	8	7	**8**	—	5	—	5	—	6	—	5	—	4	—	5	—	5	—	6	—	5	—
—	—	—	—	—	—	—	13	14	14	**21**	13	11	9	7	7	7	8	7	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	5	4	4	3	8	**11**	8	4	4	3	3	4	4	3	4	4	4	3	4	4	3	4	—	—	—	—
—	—	—	—	—	8	8	9	11	12	**19**	10	6	6	5	5	4	4	5	4	4	4	4	4	5	4	4	—	—	—	—
—	—	7	7	5	4	3	5	5	**11**	5	4	5	4	4	4	4	3	3	3	4	4	5	4	3	4	5	4	3	4	—
—	—	7	7	8	9	13	16	17	15	**30**	15	10	9	10	8	8	9	8	6	6	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle XIX (s. Anmerkung p. 412).

(s. Anmerkung p. 412)

1. *Agave americana.*

1 Skalenteil = 0,070° C.

Nullpunkt 0,0° C.

Temperaturkurve der Chlorophyllschicht. Todespunkt bei — 95 Skalenteilen.

Anzahl der Sekunden, die das Objekt braucht, um von dem angegebenen Skalenteil um weitere 10 Skalenteile (= 0,7°) zu fallen.

	0°						−3,5°				−7,0°					−10,5°						−14,0°	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
Skalenteile																								
−20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200		
4"	2"	*42"*	11"	10"	8"	7"	6"	9"	10"	**14"**	11"	10"	10"	10"	10"	10"	—	—	—	—	—	—	−8	−80
—	4	*20*	17	9	8	5	7	9	**20**	11	9	9	8	9	9	6	5	5	6	5	4	5	−8	−70
—	—	*35*	25	7	4	4	5	4	6	**10**	6	4	6	4	3	4	3	3	4	4	4	3	−8	−80
—	5	5	*25*	5	3	2	5	**15**	10	5	5	5	4	5	5	4	3	3	4	3	—	—	−11	−60
3	2	5	*25*	9	9	6	5	9	11	**10**	5	5	5	5	5	5	4	3	3	2	3	2	−11	−70
4	4	7	*31*	12	9	4	7	8	**13**	11	8	6	6	7	6	5	4	4	3	—	—	—	−13	−70
5	3	9	*25*	6	5	6	10	9	6	10	**15**	10	10	6	4	5	5	—	—	—	—	—	−11	−90
4	3	7	*51*	11	11	9	9	**15**	13	12	11	8	8	8	5	6	4	3	3	2	—	—	−10	−60
5	5	9	*37*	14	7	4	3	3	3	2	9	11	**14**	9	9	9	7	7	6	6	5	—	−11	−110
—	—	8	*43*	12	6	5	4	4	2	10	**14**	7	8	4	3	3	4	3	3	2	3	—	−10	−90
—	3	*27*	11	5	4	2	3	3	3	2	4	6	**14**	12	5	5	6	4	4	4	4	4	−8	−110
4	4	*41*	10	8	8	7	5	5	5	10	**14**	11	8	7	8	11	11	13	15	—	—	—	−8	−80
																	Durchschnitt bei Skalenteil						−9,8	−80,9

Temperaturkurve des Wassergewebes. Todespunkt bei —85 Skalenteilen.

−20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
3"	5"	*44"*	15"	7"	7"	6"	13"	**22"**	15"	13"	8"	5"	4"	3"	2"	2"	2"	2"	3"	2"	—	—	−8	−60
—	—	*32*	10	4	4	3	13	**17**	8	7	4	5	4	4	4	4	3	3	3	4	4	2	−9	−60
3	4	16	*31*	9	10	9	10	**26**	23	11	8	6	4	3	3	3	2	3	2	3	2	2	−10	−60
4	2	14	*56*	8	6	7	11	**17**	16	9	7	4	4	4	2	2	2	2	1	2	1	—	−10	−60
7	2	*19*	18	7	6	6	9	**21**	15	14	7	7	6	5	4	4	3	2	2	2	2	—	−9	−60
—	8	13	*30*	14	9	6	10	**20**	14	8	8	8	6	4	3	4	3	3	3	3	3	—	−10	−60
																	Durchschnitt bei Skalenteil						−9,3	−60,0

1 Skalenteil = 0,070° C.

2. *Euphorbia antiquorum.*

Nullpunkt 0,0° C. Temperaturkurve der Chlorophyllschicht. Todespunkt bei — 133 Skalenteile.

		0°					−3,5°					−7,0° Skalenteile					−10,5°					−14,0°	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
+20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200		
—	—	***33″***	30″	11″	7″	4″	4″	4″	5″	12″	**32″**	29″	14″	8″	4″	3″	3″	2″	2″	2″	2″	—	−8	−90
—	—	5	***37***	6	5	5	4	5	5	9	20	**21**	10	5	5	3	3	3	2	2	2	1	−11	−100
—	—	***45***	15	5	4	4	3	3	4	12	**20**	17	11	9	7	7	5	4	3	3	3	3	−9	−90
—	—	***23***	6	5	4	4	3	3	2	2	**6**	5	5	4	4	3	4	3	3	—	—	—	−9	−90
—	—	17	***30***	5	5	3	3	3	6	**9**	6	4	4	5	4	3	3	2	3	2	2	1	−11	−80
—	—	5	***51***	9	7	5	4	6	10	12	**38**	30	9	10	6	6	6	6	6	4	4	—	−12	−90
																		Durchschnitt bei Skalenteil					−10	−90

Temperaturkurve des Wassergewebes. Todespunkt bei — 82 Skalenteile.

—	—	9″	***41″***	14″	8″	7″	8″	5″	6″	6″	5″	6″	5″	5″	4″	4″	6″	8″	9″	—	—	—	−10	−50
—	—	13	***18***	9	9	**11**	6	4	5	3	3	3	2	2	1	2	1	2	1	—	—	—	−12	−40
—	—	16	***41***	13	**21**	10	4	3	3	2	3	3	2	2	2	1	2	2	1	1	2	1	−10	−30
—	—	9	***23***	6	6	**9**	6	5	3	3	3	3	2	2	2	2	1	2	2	2	2	—	−11	−40
—	—	6	***58***	8	8	6	**9**	7	6	5	5	4	3	3	2	2	2	1	1	1	—	—	−11	−60
																		Durchschnitt bei Skalenteil					−10,8	−54

Die schräg-fetten Ziffern geben die Abkühlungsgeschwindigkeit beim Beginn des Gefrierens an (Ausscheiden reinen Eises); die fetten Ziffern dagegen die Abkühlungsgeschwindigkeit beim eutektischen Punkt (Ausscheiden von Eis und Salzen).

1 Skalenteil = 0,070° C.
Nullpunkt 0,0° C.

3. *Gasteria carinata.*

Temperaturkurve der Chlorophyllschicht.

		0°				−3,5°				−7,0°						−10,5°						−14,0°	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
Skalenteile																								
+20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200		
3″	6″	4″	*61″*	4″	4″	4″	3″	5″	9″	10″	**10″**	**10″**	10″	7″	6″	4″	5″	4″	3″	3″	3″	2″	−12	−100
4	3	4	*20*	9	4	6	5	3	3	7	5	8	**10**	9	6	4	2	2	2	2	2	1	−15	−110
3	2	7	*23*	8	5	5	3	3	3	4	5	4	5	5	**8**	6	2	2	1	—	—	—	−16	−130
5	8	*31*	21	7	2	4	3	7	8	7	5	6	8	**9**	5	6	5	3	3	2	—	—	−8	−120
—	—	21	*22*	8	6	3	4	5	6	5	7	7	8	**8**	8	5	4	3	2	2	2	—	−8	−120
—	3	5	*22*	9	4	4	4	7	**8**	7	7	6	5	5	4	3	3	2	2	—	—	—	−17	−70
—	—	4	*28*	16	9	10	**11**	10	5	6	5	4	4	4	2	2	2	2	—	—	—	—	−15	−50
3	4	5	*34*	12	9	6	6	4	6	6	5	7	**9**	**9**	6	4	5	5	4	—	—	—	−15	−110
4	6	5	*50*	16	14	10	15	20	19	16	**19**	13	18	10	10	5	5	5	5	—	—	—	−15	−90
																		Durchschnitt bei Skalenteil					−13,4	−100

Temperaturkurve des Wassergewebes.

+20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
2″	4″	*54″*	11″	10″	**20″**	**20″**	10″	5″	3″	2″	2″	1″	2″	1″	1″	1″	—	—	—	—	—	—	−3	−35
10	7	*47*	24	8	7	9	**17**	**17**	11	5	5	5	3	2	2	1	1	1	—	—	—	—	−7	−50
5	5	*55*	26	14	12	12	**16**	15	14	6	4	3	2	2	2	2	2	2	3	—	—	—	−8	−50
4	2	*27*	13	7	9	**17**	16	10	5	5	4	4	4	2	2	3	2	2	2	—	—	—	−8	−40
4	5	*61*	25	15	20	**35**	9	6	4	2	2	3	2	2	1	2	2	—	—	—	—	—	−8	−40
4	6	*66*	35	40	**53**	22	12	7	6	5	4	4	2	2	3	2	2	—	—	—	—	—	−8	−30
																		Durchschnitt bei Skalenteil					−5,6	−40

1 Skalenteil = 0,070° C.

Nullpunkt 0,0° C.

4. *Aloe distans.*

Temperaturkurve der Chlorophyllschicht. Todespunkt bei — 150 Skalenteilen.

0°					−3,5°					−7,0° Skalenteile					−10,5°							−14,0°	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
+20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200		
—	—	5″	*30″*	10″	5″	4″	3″	3″	3″	4″	3″	5″	5″	6″	**7″**	4″	5″	3″	2″	2″	—	—	−13	−130
—	7	15	*20*	6	6	3	5	3	3	3	3	3	4	5	**9**	6	6	4	4	3	3	—	−10	−130
5	6	5	*47*	11	9	3	3	4	3	3	3	3	6	6	**7**	**8**	5	6	6	4	4	3	−15	−140
—	—	10	*25*	8	6	4	4	4	3	3	4	3	6	6	7	7	**8**	7	8	7	5	4	−15	−150
—	—	10	*25*	11	7	3	2	2	2	2	2	1	3	**5**	**5**	4	3	2	2	2	2	2	−12	−110
3	2	5	*24*	8	4	4	3	3	3	3	3	4	5	4	7	**9**	6	4	2	3	3	2	−16	−140
																	Durchschnitt bei Skalenteil						−13.5	−133

Temperaturkurve des Wassergewebes. Todespunkt bei — 80 Skalenteilen.

+20	10	0	−10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	Beginn des Gefrierens bei Skalenteil	Eutektischer Punkt bei Skalenteil
—	5″	*68″*	31″	26″	22″	**28″**	19″	11″	10″	9″	10″	9″	6″	6″	6″	5″	5″	5″	4″	3″	4″	4″	−5	−40
—	4	*30*	15	15	14	**15**	12	14	13	12	6	4	4	4	2	2	2	1	3	—	—	—	−5	−40
6	4	*29*	31	**34**	15	11	9	5	5	5	5	3	3	4	3	3	3	2	2	2	2	—	−5	−20
5	5	*7*	**35**	**40**	33	11	8	4	5	5	4	3	3	4	2	—	—	—	—	—	—	—	−8	−20
8	7	*16*	14	12	15	16	**18**	15	10	5	5	4	2	2	2	2	3	2	2	2	—	—	−4	−60
—	5	*52*	**43**	24	15	10	6	4	4	3	2	2	3	2	2	—	—	—	—	—	—	—	−5	−20
5	5	*65*	**26**	**15**	10	9	6	4	4	3	—	5	—	3	—	3	—	4	—	4	—	—	−6	−20
																	Durchschnitt bei Skalenteil						−5,3	−31

Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit.

(Zweite Mitteilung.)

Von **Ernst Pringsheim.**

I. Einleitung.

Die im vorigen Jahre von mir veröffentlichte Arbeit über den „Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung" (22) war von vornherein als eine Art Programm gedacht, dessen Ausführung wegen der Kürze der Zeit zum Teil noch recht skizzenhaft sein mußte. Die damals studierten Vorgänge bei der heliotropischen Reizung im Dunkeln und am Licht gewachsener Keimlinge bei verschieden intensiver einseitiger Belichtung führten mich zu dem Schlusse, daß die Reizintensität des Lichtes mit seiner Stärke andauernd wächst, und daß das von Wiesner (32) beobachtete Optimum, von dem aus sie wieder abnehmen sollte, nur auf einem vorübergehenden Indifferenzzustande beruht, der in niedrig gestimmten Pflanzen durch Licht von einer gewissen Stärke hervorgerufen wird. Daneben wurde zu zeigen versucht, daß die Pflanzen in ihrer Stimmungsveränderung eine der Adaptation[1]) der Netzhaut in vielen Punkten ähnliche Einrichtung besitzen, die als charakteristisch für den Lichtsinn im allgemeinen betrachtet werden könnte. Besonders dieser letztere Teil blieb noch allzu lückenhaft und beschränkte sich in manchen Partien auf Analogieschlüsse, die weiterer Forschung den Weg weisen sollten.

Damals wurde die Reaktionszeit als Zeichen der Stimmungshöhe benutzt, wobei ich mir wohl bewußt war, daß die dabei stattfindende längere Belichtung selbst wieder die der Pflanze eigene und durch Vorbelichtung auf eine gewisse willkürliche Höhe gebrachte Stimmung beeinflussen mußte. Trotzdem konnten einige Resultate gewonnen werden, da die Reaktionszeit, wie sich zeigte, eine für die Lichtintensität bezeichnende Länge hat, falls die Pflanzen vorher unter Rotation bis zur Konstanz an die betreffende Be-

---

[1]) Die früher gebrauchte Bezeichnung Akkomodation für diesen Vorgang ist zu verlassen.

leuchtung gewöhnt worden waren. Und zwar nimmt diese „normale" Reaktionszeit, wie sie genannt wurde, bis zu einer gewissen Grenze mit der Steigerung der Lichtintensität ab, und zwar über das „Optimum" von Wiesner hinaus, das nur für etiolierte Pflanzen gilt.

War dagegen die Stimmung höher oder tiefer als sie der (heliotropische Reaktion hervorrufenden einseitigen) Beleuchtung entsprach, so war die Reaktionszeit gegenüber der normalen verlängert.

Ferner konnte gezeigt werden, daß diese Verlängerung der Reaktionszeit durch eine entsprechend lange richtungslose Anfangsbelichtung aufgehoben werden konnte, so daß die Keimlinge, die anfangs rotiert hatten oder vor Beginn der eigentlichen Reaktionszeit um 180° gedreht worden waren, zur selben Zeit reagierten wie solche, die die ganze Zeit still gestanden hatten (vgl. 22 S. 279; für andere Pflanzenarten als *Avena sativa* auch diese Arbeit, Protokoll Nr. 1—3). Der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit bei einer, der jeweiligen Stimmung nicht adäquaten Lichtintensität durfte daher kurz als die Zeit der Umstimmung bezeichnet werden, während deren die Objekte scheinbar indifferent gegen heliotropische Einflüsse waren. Daß eine solche Umstimmungszeit nicht nur für den Wechsel von dunkel zu hell, sondern auch für den von schwachem zu stärkerem und von starkem zu schwachem Lichte gilt, zeigen die Protokolle Nr. 4 und 5.

Die Deutung dieser Verhältnisse hat sich inzwischen durch neue Versuche etwas verschoben. Sie soll am Schlusse versucht werden.

Die Art der Mitteilung meiner Resultate und manche daraus gezogenen Schlüsse veranlaßten Fitting in einer Besprechung in der Botanischen Zeitung (4) einige zum Teil berechtigte Einwände vorzubringen, daneben allerdings auch Mißverständnisse, die wohl durch die Kürze der Darstellung hervorgerufen worden sind. Auf dieses Referat soll noch an verschiedenen Stellen eingegangen werden.

Die damals neuen und durch die zitierte Arbeit ins Licht gerückten, aber durchaus nicht völlig geklärten Probleme sind inzwischen mit Hilfe neuer Methoden weiter gefördert worden und haben teilweise auch durch andere Arbeiten an Übersichtlichkeit gewonnen. Trotzdem auch heute die Untersuchungen nicht als abgeschlossen betrachtet werden können, soll daher mitgeteilt werden, was sich mitteilen läßt. Es soll dabei versucht werden, durch alte und neue Protokolle die früher dargelegten Ansichten zu erhärten, soweit sie sich bestätigt haben, andererseits aber zu berichtigen, wo der Mangel an Tatsachen Irrtümer veranlaßt hatte.

Schon oben sind die zwei Hauptgebiete bezeichnet worden, auf die sich die so gestellte Aufgabe erstreckte, einmal mußte das heliotropische Verhalten der Pflanzen bei verschieden starkem Lichte genauer studiert und die vorübergehende „Indifferenz" [1]), auf die früher nur geschlossen wurde, bewiesen, andererseits versucht werden, in die Art des Stimmungswechsels

[1]) Dieser Ausdruck bleibt nur der Kürze wegen vorläufig noch beibehalten.

mit feineren Methoden einzudringen. In beiden Teilen ergaben sich wieder eine Anzahl überraschender, neuer Tatsachen, die heute nicht alle recht gedeutet werden können, eine Mitteilung aber immerhin lohnen; daneben jedoch auch eine Bestätigung und Vertiefung der früheren Vorstellung und und eine bessere Verknüpfung des bekannten, wobei manches in einem völlig anderen Lichte erscheint als es am Anfange erwartet werden konnte. Ein Teil der Versuche wurde wieder im physikalischen Institute in Breslau angestellt. Ich fühle mich daher Herrn Professor Lummer von neuem zu großem Danke verpflichtet. Der größere Teil der Arbeit entstand in dem inzwischen verbesserten Dunkelzimmer des Breslauer pflanzenphysiologischen Institutes.

II. Methodik.

Die Lichtintensitäten, mit denen gearbeitet wurde, sind früher nicht angegeben worden, worin Fitting mit Recht einen Mangel sieht. Obgleich schon früher (22, S. 274) betont wurde, daß die aktinometrisch nach Wiesner oder photometrisch, d. h. mit Hilfe des Auges als Maßstab gewonnenen Werte für die Pflanzen nicht viel Bedeutung haben, und deshalb vorgezogen wurde, deren Reaktionszeit selbst als Anhalt für die benutzte Lichtintensität anzugeben, soll diesem Mangel doch, so weit möglich, abgeholfen werden. Meine Nernstlampen brannten bei 0,5 Amp. und 95 Volt und hatten zuerst 32 Kerzen. Da aber ihre Intensität anfangs schnell abnahm (14, S. 151) mußten sie vor Gebrauch über Nacht brennen. Sie hatten dann etwa 30 Kerzen und sanken weiterhin sehr langsam auf 27—28 Kerzen. Das sind verhältnismäßig geringe Differenzen, die für meine Versuche im allgemeinen keinen merklichen Fehler bedingten.

Die Auerlampe war von der gewöhnlichen Sorte und hatte etwa 45 Kerzen. Bei den Versuchen, wo ich leider nur angab „in der Nähe der Auerlampe", standen die Keimlinge 40—50 cm vom Strumpfe derselben. Die ultraroten Strahlen hatten keinen Einfluß auf die heliotropische Reaktion, wovon ich mich durch besondere Versuche überzeugte. Viel störender war die Austrocknung durch die an der heißen Laterne erzeugten Luftströme. Deshalb schaltete ich stets eine große Fensterglasscheibe zwischen Lichtquelle und Pflanzen. Neuere Versuche wurden so angestellt, daß die Laterne außerhalb des Dunkelzimmers stand und die Lichtstrahlen durch ein verglastes Loch in einer Tür hereinfielen. Bei dieser Anordnung wurde die Vergiftung durch die Verbrennungsgase, sowie die Austrockung der Luft vollständig und die Wärmestrahlung beinahe ganz vermieden, sodas ein berußtes Thermometer gegenüber einem blanken gewöhnlich keinen Unterschied aufwies. Bei dem geringsten Abstande von der Lampe war die Differenz höchstens $1/2^0$. An den Resultaten wurde weder dadurch, noch auch durch die Einschaltung einer Wasserküvette etwas wesentliches geändert. Die Vorbereitung und Aufstellung der Versuche erfolgte im „gelbroten", unwirksamen Lichte, der Beginn der wirksamen Belichtung mit Fortnehmen des zwischen geschalteten

Gelbfilters, wie ich das vor kurzem beschrieben habe[1]) (25). Daß die langwellige Hälfte des Spektrums keine Stimmungsveränderung bewirkt, habe ich schon früher angegeben. (22, S. 265.)

Die Anwendung des gelbroten Lichtes bot für alle Versuche eine wesentliche Bequemlichkeit, die auch der Schärfe der Ergebnisse zu gute kam, insofern als sie das Gießen und Vorbereiten der Keimlinge sowie ihre Aufstellung erleichterte. Bei Experimenten, in denen es auf die genaue Dauer der Belichtung ankommt, also besonders bei Bestimmungen von Präsentationszeiten[2]), ist das von großem Vorteil, weil durch die so ermöglichte Vermeidung gegenseitiger Beschattungen, wie sie bei Aufstellung im Dunkeln immer vorkommen werden, eine Quelle des Irrtums verstopft wird. Eine ganz neue Möglichkeit aber ergab das neue Hilfsmittel insofern, als es gestattete, den Gang der Reaktion dauernd oder periodisch zu kontrollieren, ohne eine neue Reizung zu veranlassen. Das aber ist eine Forderung, die insofern gerechtfertigt erscheinen wird, als jede willkürlich herausgegriffene Beobachtungszeit zwingt, einen Teil der bei einer Reizung von der Dauer der Präsentationszeit schnell vorübergehenden Reaktionen zu vernachlässigen. Erst vor kurzem hat das Warwara Polowzow (21) mit Recht scharf hervorgehoben. Die Beobachter heliotropischer Induktionen waren allerdings bis jetzt zu dieser Beschränkung gezwungen, da eine Anwendung roten unwirksamen Lichtes für solche Zwecke meines Wissens nirgends gemacht worden ist. Nur ich selbst habe schon früher in der mit Nathansohn gemeinsam veröffentlichten Arbeit (14) für die Vorbereitung des Materials eine rote, elektrische Dunkelkammerlampe benutzt. Ich habe diese Methode aber wieder verlassen, da eine vor die Lichtquelle gestellte Küvette mit einer Lösung von Methylorange oder eine von meinen Gelbscheiben eine viel hellere Beleuchtung gibt. Außerdem ist es von Vorteil, daß dieses Licht von derselben Stelle kommt, von der auch das heliotropische wirksame Licht einfällt.

Das Arbeiten mit rotgelbem Lichte gestaltete sich so, daß die benutzte Lampe bis auf eine Öffnung lichtdicht verdeckt wurde. Vor dieser Öffnung befand sich ein Holzerker mit Durchlaß für die Lichtstrahlen, in den eine Küvette mit gelbroter Lösung gestellt werden konnte (vgl. Fig. 1). Bei der Nernstlampe diente für diesen Zweck ein schwarz bezogener Holzkasten, der noch mit einem Tuche bedeckt wurde. Die Auerlampe stand in der früher (22, S. 268) beschriebenen Laterne, und zwar diesmal außerhalb des Zimmers hinter einer Tür. In dieser befand sich eine Öffnung und vor letzterer im Dunkelzimmer der Erker-

---

[1]) Es möge an dieser Stelle nachgetragen werden, daß es sich unter Umständen empfiehlt, dem Methylorange ein klein wenig eines roten Farbstoffes zuzufügen, sodaß die Durchlässigkeit für Grün noch mehr reduziert wird. Besonders geeignet ist hierzu Rhodamin-B, aber auch Saffranin und Neutralrot sind zu brauchen.

[2]) Ich benutzte früher das Wort Perzeptionszeit im Anschluß an Czapek als gleichbedeutend mit Präsentationszeit, schließe mich jetzt aber der wohl begründeten Unterscheidung Fittings an (Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, S. 285). Eine Perzeptionszeit in dessen Sinne dürfte allerdings nicht existieren.

kasten mit der Küvette, so daß nach Wunsch nur gelbes Licht auf die Pflanzen fallen konnte. Bei dieser Beleuchtung konnte man sich im Zimmer gut zurechtfinden, ohne daß bei Kontrollversuchen, die über Nacht standen, die geringste heliotropische Krümmung eingetreten wäre.

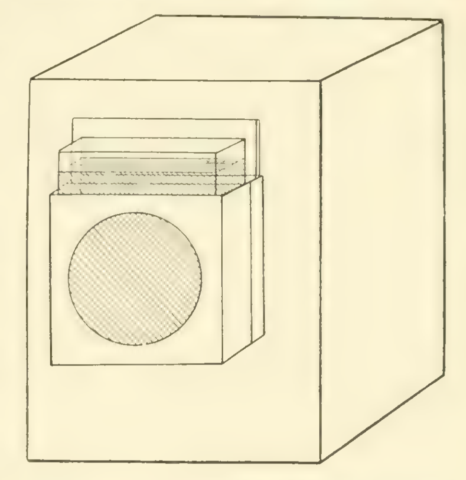


Fig. 1. Vorrichtung zum Abdämpfen und Unwirksammachen des Lichtes. Der Erker trägt hinten die gelben Dämpfungsscheiben, davor die Küvette mit der gelbroten Lösung. Durch die runde Öffnung treten die Lichtstrahlen aus.

Da für das Arbeiten mit der Auerlampe im Pflanzenphysiologischen Institute nur ein Dunkelraum zur Verfügung stand, in dem Pflanzen höchstens 3 Meter von der Lichtöffnung aufgestellt werden konnten, und ein Entfernen der Lampe von letzterer unter den gegebenen Verhältnissen nicht möglich war, mußte bei einem großen Teile der Versuche das Licht gedämpft werden. Um dabei noch bequem arbeiten zu können, nahm ich bald von den anfangs benutzten Rauchglasscheiben Abstand, da hinter diesen bei der gewünschten Verminderung der heliotropischen Wirkung kaum mehr etwas zu sehen war. Ich benützte anstatt dessen Glasplatten mit einer gelben Gelatineschicht, die so schwach gefärbt war, daß noch ein Teil des wirksamen Lichtes durchgelassen wurde. Mit verschieden stark gefärbten Platten und Kombination dieser kann so jede gewünschte Lichtabschwächung erreicht werden. Die Platten kamen hinter die Küvette in ein abgeteiltes Fach des Erkerkastens und blieben während der Belichtung stecken. (vgl. Abb. 1.) Leider läßt sich für diese Versuche die heliotropisch wirksame Lichtintensität nicht genau angeben. Soweit sie aber aus der Präsentationszeit von *Avena sativa* im Vergleich zu der in verschiedenen Entfernungen von der Auerlampe ohne Lichtdämpfung abgeleitet werden kann, war sie für die meist benutzte Helligkeit, bei der Plattenkombination II + IV, den 20. Teil so wirksam, entsprach also in 100 cm Entfernung etwa 2,2 Meterkerzen.

Soweit frühere Beobachter eine planmäßig gewählte Zeit zur Konstatierung der Resultate benutzten, ist gegen diese Beschränkung nicht viel einzuwenden, wenn es auch, wie mir jetzt scheint, meist ohne Gefahr gewesen wäre, das Ergebnis schon etwa nach einer Stunde mit schwacher Belichtung zu kontrollieren, weil eine etwa daraus sich ergebende neue Induktion erst sehr viel später als die beabsichtigte in die Erscheinung getreten wäre. Die Gewißheit der Gefahrlosigkeit dieses Verfahrens konnte aber erst durch Kontrollversuche erworben werden. Blaauw (30) hat daher mit Recht bei

Avena nach 2 Stunden beobachtet, wo im allgemeinen die Reaktion auf ihrem Höhepunkte ist. Für die Bestimmung der einfachen Präsentationszeit reicht das aus. Bei Fröschel (6) kann ich keine Angabe der Beobachtungszeit finden. Über den Rückgang der Krümmung können beide keine Angaben machen, da ihre Pflanzen für die Beobachtung ans Licht gebracht werden mußten. Ich fand bei allen gut reagierenden Objekten spätestens bis zum nächsten Tage ein völliges Ausgleichen der Krümmung, bei den von mir benützten Lichtintensitäten selbst bei Induktionen bis zu 45 Minuten. Es scheint mir deshalb nicht zweckmäßig, nach einstündiger Induktion erst 24 Stunden später zu beobachten, wie es Figdor (3) getan hat.

Inwieweit eine nachträgliche Belichtung, auch unter Rotation, die vorangegangene Induktion beeinflussen kann und welche Erscheinungen den früheren Autoren, die sich mit der Bestimmung von Präsentationszeiten beschäftigten, infolge der willkürlich gewählten Beobachtungszeit entgehen mußten, das macht einen wesentlichen Teil dieser Arbeit aus, ist also noch ausführlich zu erörtern.

Die Zeitmessung geschah mit Hilfe eines auf Sekunden eingestellten Metronoms und der Taschenuhr. Es wurde vorher bei gelbem Lichte die Lage ausgeprobt, in der am wenigsten Beschattungen zu befürchten waren. Ganz kurze Induktionen geschehen dann nach dem Schlage des Metronoms durch schnelles Fortziehen und Wiedervorstellen eines schwarzen Brettes. Längere Belichtungen begannen mit der Entfernung der gelben Küvette und endeten durch Fortstellen an einen dunklen Ort in bestimmter Reihenfolge. Nach Beendigung der Versuche wurden sofort bei gelbrotem Lichte alle belichteten Töpfchen in bestimmter Anordnung auf ein als Tablett dienendes Brettchen und mit diesem unter einen Dunkelsturz gestellt.

Die Rotation auf dem Klinostaten fand da, wo sie nur für kurze Zeit angewendet wurde, mit verhältnismäßig großer Geschwindigkeit statt, nämlich eine Umdrehung in 15 Sekunden. Unter Umständen konnte die Drehung des Klinostaten selbst als Zeitmaß benutzt werden. Die schnelle Drehung sollte verhindern, daß eine tropistische Induktion während der Rotation selbst stattfände, was aber, wie ich bemerken will, auch bei wesentlich geringerer Tourenzahl nie geschieht, falls nicht etwa weniger als eine Umdrehung zurückgelegt wird. Bei einer halben Umdrehung, die also 7—8 Sekunden dauerte, fand ich 50 cm von der Nernstlampe eine Reaktion in der Richtung, in der das Licht am längsten eingewirkt hatte, also entsprechend dem Rotationskreise in der Fig. 2 nach außen. Bei einer ganzen, sowie $1^1/_2$ Umdrehungen blieb eine Krümmung aus. Die Schnelligkeit des Anlaufens hatte außerdem den Vorteil, daß die Zeit der Rotation,

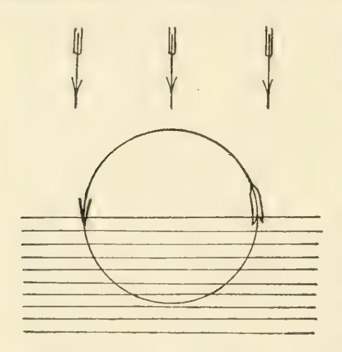


Fig. 2. Die Pfeile geben die Richtung des Lichtes an, der Kreis die Art der einmaligen Rotation, während deren einer Hälfte belichtet wurde.

resp. des vorhergehenden oder nachfolgenden Stillstandes viel genauer angegeben werden kann als das bei langsamem Laufen des Uhrwerkes möglich ist. Mit Hilfe der Sperrklinke kann der Pfeffersche Klinostat fast momentan in Gang gebracht und angehalten werden.

Die Temperatur wurde durchweg auf nur 15—16° gehalten, so daß die Reaktionszeiten etwas länger wurden als in den früher mitgeteilten Versuchen. Prinzipiell wird dadurch nichts geändert. Ein Vorteil lag aber darin, daß die Keimlinge länger brauchbar blieben. Zudem war bei der in den Wintermonaten nötigen Heizung die Austrocknung der Luft weniger stark. Die Luftfeuchtigkeit wurde auf 60—65% gehalten.

Als Versuchsmaterial kamen wiederum etiolierte Keimlinge zur Verwendung, und zwar fast nur solche von *Avena sativa,* da, wie früher auseinander gesetzt (22, S. 272), diese die feinste Unterscheidung der beginnenden Krümmung gestatten, am gleichmäßigsten wachsen und reagieren, und, was diesmal besonders in Betracht kam, am widerstandsfähigsten gegen Schädigungen sind. Ich konnte nämlich während der zum Teil benutzten Wintermonate keine andere Pflanzenart in wünschenswerter Qualität heranziehen, wenn auch einige andere Keimlinge bei Gelegenheit zum Vergleich benutzt wurden. Außerdem ist die Verwendung eines gutbekannten, möglichst gleichförmigen Materials bei dem vorläufig angestrebten mehr intensiven als extensiven Studium der heliotropischen Stimmungserscheinungen auch wieder ein großer Vorteil. Für den ersten Teil der Versuche im physikalischen Institut mit Nernstlicht wurde ein Aussaatmaterial aus einer hiesigen Handlung benutzt, später nach dem Vorgange von Schröder (27, S. 157 Anm.) die Hafersorte „großer weißer v. Ligowo" von Haage und Schmidt, die sich als sehr kräftig, widerstandsfähig und reizbar erwies, wenn auch die Präsentations- und Reaktionszeiten etwas länger waren als bei der ersten Sorte.

Was die Angabe von Mittelwerten der beobachteten Reaktionszeiten anbelangt, die Fitting fordert, so ist bei *Avena sativa* die Reaktion so gleichmäßig, daß nur ganz wenige Individuen aus dem allgemeinen Bilde herausfallen. Diese wurden bei allen Versuchen außer Acht gelassen. Allerdings gilt diese Gleichmäßigkeit nur für die einfachen Präsentations- und Reaktionszeitbestimmungen, die Verschiebung der Stimmungshöhe erfolgt mit größeren individuellen Differenzen. Gleichmäßiges Material und Gleichförmigkeit der Bedingungen sind am besten in gleichzeitigen Parallelversuchen zu erreichen. Werden dagegen Experimente, die zeitlich auseinanderliegen, verglichen, wie es zur Gewinnung der auf Seite 283 der ersten Mitteilung gegebenen Kurve nötig war, so können die Befunde um größere Beträge differieren. Mittelwerte führen dann am besten zum Ziel (22, S. 282). Bei Feststellung der Reaktionszeit beobachtete ich das erste Unsymmetrischwerden der Coleoptilenspitze, das durch die Verschiebung der Lichtreflexe sehr scharf hervortritt. Etwa bestehende Zweifel wurden durch die, bei der nächsten Beobachtung nach 5 Minuten verstärkte oder nicht eingetretene Krümmung beseitigt. Bald gewinnt man solche Übung, daß Täuschungen nicht mehr vorkommen.

Die anderen, mehr zur Bestätigung herangezogenen Objekte geben sehr viel weniger scharfe Reaktionsanfänge. Einige Versuchsprotokolle hierüber sollen unten folgen (Prot. 1—3).

III. Entstehung der „Indifferenz".

Fitting hat in seiner wiederholt erwähnten Kritik besonders daran Anstoß genommen, daß meine Angabe der anfänglichen Indifferenz von Dunkelkeimlingen bei starkem Lichte und die von Fröschel (6, S. 235 ff.), daß die Präsentationszeiten mit der Intensitätssteigerung des Lichtes stetig abnehmen, sich scheinbar widersprechen. Denn da das Gesetz, daß für eine bestimmte Spezies das Produkt aus Lichtintensität und Präsentationszeit konstant ist, auch für starkes Licht gilt, so müßte bei meiner Auerlampe schon ganz kurze Belichtung von Bruchteilen einer Sekunde ausreichen, Reaktion hervorzurufen, während nach meiner Annahme kurze Reizung mit so hellem Lichte unwirksam sein müßte, falls wirklich der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit nur der Umstimmung dienen sollte. An dieser Stelle möchte ich betonen, daß Fröschels Befunde zur Zeit meiner Veröffentlichung nicht bekannt waren, wie man es etwa aus Fittings Referat herauslesen könnte, wenn er S. 326 sagt: „Diese Hypothese steht im Widerspruch mit unseren sonstigen Erfahrungen". Seit Wiesner (32. I, S. 64) hatte damals niemand in größerem Umfange heliotropische Präsentationszeiten gemessen, und die Angaben dieses Forschers stimmen offenbar auch nicht mit Fröschels Befunden überein, denn er fand erst viel längere Induktionen wirksam.

Meine eigenen ersten Versuche ergaben unter Umständen nach kurzer Reizung nachträgliche Krümmungen, nach längerer aber nicht. Das erschien mir damals so unerklärlich, daß ich zunächst von einer Veröffentlichung absah und mich auf die Messung der Reaktionszeiten beschränkte. Inzwischen habe ich das Versäumte zum Teil nachgeholt, da die von Fitting empfundene Schwierigkeit, daß Indifferenz bei einer Helligkeit eintreten sollte, die sehr bald eine heliotropische Reaktion induzieren mußte, mir sofort aufstieß, als ich Fröschels Arbeit kennen lernte; ich andererseits aber jetzt den Weg zu sehen glaubte, um in der begonnenen Richtung weiter vorzudringen.

Es darf übrigens, was Fitting in seinem Referate über Blaauws Arbeit betont, auch nicht vergessen werden, daß — ganz abgesehen von meinen Befunden und ihrer theoretischen Deutung, — zwischen der alten Anschauung, daß die heliotropische Reizstärke mit Zunahme der Lichtintensität vom „Optimum" ab sich verringert (Fitting 4, S. 324, Jost 11, S. 571) und den Resultaten von Fröschel und Blaauw, daß bei stärkerem Lichte die zur Erzielung der Krümmung nötige Induktionszeit immer kleiner wird, auch eine, scheinbar unüberbrückbare Kluft gähnt. Für die Stütze meiner Anschauung, daß vielmehr die heliotropische Erregung mit der Lichtintensität wächst, sind diese neueren Untersuchungen von großem Werte.

Andererseits aber wird die nötige Verknüpfung des zurzeit bekannten, wie ich zu zeigen hoffe, erst durch meine theoretischen Vorstellungen ermöglicht.

Um die Veränderung der heliotropischen Stimmung während der Messung der Reaktionszeit, die mir in meiner ersten Arbeit als Maß der Reizstärke eines Lichtes dienen mußte, zu verhindern, habe ich die vorher im Dunkeln gezogenen Keimlinge erst an die betreffende Lichtintensität gewöhnt, wobei durch Rotation vorzeitige Krümmungen verhindert wurden. Ich bekam so eine stetig abfallende Kurve der Reaktionszeiten[1]), aus der ich schloß, daß die Wirkung des Lichtes mit seiner Intensität stetig wächst. Nur die Trägheit des Reaktionsprozesses bedingt es, daß die Reaktionszeit nicht weiter vermindert werden kann, da er an sich eine gewisse Zeit, in diesem Falle (bei *Avena sativa* und 18—20°) etwa 30 Minuten bedarf, um eine mit bloßem Auge sichtbare Krümmung hervorzurufen. Wäre es möglich, einen Maßstab für die Reizintensität zu finden, der von diesem Trägheitsmomente frei wäre, so, dachte ich damals, müßte sich eine noch viel strengere Proportionalität zwischen Lichtintensität und Erregungsstärke nachweisen lassen. Ein solcher Maßstab liegt nun in der Präsentationszeit vor, und die zitierten Befunde von Fröschel und Blaauw bestätigen die Richtigkeit meiner Vorstellungen. Denn die graphische Darstellung der Präsentationszeiten in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität stellt ebenfalls eine stetig fallende Kurve dar!

Nach diesen Ergebnissen darf die von mir gehegte Vermutung als bewiesen gelten, daß die heliotropische Reizstärke eines Lichtes mit dessen Intensität stetig zunimmt. Welches sind nun die Gründe, auf die man seit Wiesner die Lehre aufgebaut hat, daß die Wirkung von einem sogen. Optimum ab falle? Es sind zweierlei, nach den beiden Größen, die Wiesner zur Messung benutzte: Der Krümmungswinkel sollte abnehmen, die Reaktionszeit sich verlängern. Betrachten wir zunächst die Versuche, die Wiesner zur Konstatierung der ersten Tatsache führten, so fällt die Willkürlichkeit des Zeitpunktes der Messung auf (32, I, S. 37). Er nimmt die Konstatierung

[1]) Fitting zweifelt an dieser Tatsache, indem er der Meinung ist, ich hätte nur Lichtintensitäten bis ungefähr 300 Meterkerzen (30 cm von der etwa 27-kerzigen Nernstlampe) geprüft. Das ist ein Irrtum. Wie aus der Anmerkung auf S. 283 hervorgeht, wurde die Reaktionszeit adaptierter Keimlinge auch bei weit höherer Lichtintensität, und zwar mit Hilfe der Quecksilber- und einer kleinen Kohlenbogenlampe geprüft, wobei dieselbe Zeit von etwa 30 Minuten bis zum Beginn der Krümmung gefunden wurde. Ob freilich bei noch weit höherer Lichtintensität die Adaptation ebensogut möglich ist, oder nicht dort vielleicht doch wieder längere Reaktionszeiten auftreten, wage ich nicht zu entscheiden. Schließlich kann ja auch bei so starken Einwirkungen ein anderes schädigendes Moment hinzukommen, das mit der von mir untersuchten Verlängerung der Reaktionszeit bei Überschreitung des „Optimums" nichts zu tun hat. Entsprechend ist die Adaptation der Netzhaut nur bis zu einem gewissen Grade möglich. „Nur bei einem bestimmten Ausmaße der Beleuchtung, welches man als das absolute Optimum der Dauerbeleuchtung bezeichnen kann, erreicht nach erfolgter Anpassung die Deutlichkeit des Sehens ihr absolutes Maximum." (9, S. 73.)

des Krümmungswinkels 4 Stunden nach Beginn der Belichtung vor. Da nun die Reaktionszeiten sehr verschieden lang sind, so sind bei 1,5 m von der Lichtquelle, wo die Krümmung zuerst begann, seitdem schon 2 Stunden 50 Minuten, bei 0,1 m aber, wo die Krümmung am längsten auf sich warten ließ, erst eine Stunde seit Beginn der Reaktion verlaufen. Es kann daher nicht wunder nehmen, daß die letztere Krümmung erst 30° beträgt, während im „Optimum“ der Lichtintensität schon 90° erreicht sind. Hätte Wiesner nach längerer Zeit noch einmal gemessen, so hätten sich die Winkeldifferenzen jedenfalls wesentlich verringert, falls sie nicht ganz verschwunden wären. Nur eine wiederholte Messung aber kann darüber Aufschluß geben, wie die Krümmung fortschreitet und wann Konstanz erreicht ist. Das kann unter Umständen sehr lange dauern. Ich stellte etiolierte Avenakeimlinge in verschiedenen Entfernungen in der Höhe der Auerlampe auf und konstatierte nach 22 Stunden den Grad der eingetretenen Reaktion. Die hintersten, in etwa 300 cm Entfernung hatten sich um 90° gekrümmt, auch noch bei 140 cm waren keine Abweichungen von der Strahlenrichtung zu konstatieren. Von da an zeigte sich eine geringe Verminderung des Krümmungswinkels, der aber auch bei der größten Lichtintensität, bei 30 cm Entfernung vom Auerstrumpfe, noch mehr als 80° betrug. Hätten nicht die Coleoptilen vorzeitig ihr Wachstum eingestellt, was sich bei dieser Beleuchtung nicht vermeiden ließ, so wäre wohl auch diese Abweichung von der Strahlenrichtung verschwunden. Der Versuch soll bei günstiger Jahreszeit mit länger wachsenden Objekten wiederholt werden[1].

Die zweite Tatsache, die für die Abnahme des heliotropischen Effektes bei starkem Lichte sprechen sollte, war die Verlängerung der Reaktionszeiten. Daß dieser Beweis nicht stichhaltig ist, glaube ich auch für diejenigen zwingend bewiesen zu haben, die meiner Hypothese der „Indifferenz“ vor der Stimmungsadaptation zunächst noch skeptisch gegenüberstehen. Denn daß diese Zunahme der Reaktionszeiten nur für niedrig gestimmte Pflanzen gilt und mit der Stimmungsanpassung fortfällt, daran kann nicht mehr gezweifelt werden. Damit sinkt aber die Beweiskraft dieses Argumentes doch wohl sehr wesentlich, denn nun muß gefragt werden, wodurch denn die Verzögerung bei im Dunklen gewachsenen Keimlingen verursacht wird. Da sie mit der Stimmungsadaptation fortfällt, kann für sie kaum eine geringere Reizstärke des intensiven Lichtes verantwortlich gemacht werden.

Fitting war zwar in seinem Referate der Meinung, daß meine Resultate zu den daraus gezogenen Schlüssen noch nicht berechtigen, leider konnte er sich aber von einer gewissen Voreingenommenheit nicht ganz frei machen. Daß er sich damals in die neue Sachlage noch nicht genügend hineingefunden hatte, geht aus einem Satze bald zu Beginn seiner Besprechung hervor. Er sagte dort: „Bekanntlich[2]) nimmt mit steigender Lichtintensität die positiv

[1]) Ist inzwischen geschehen, vergl. Anhang.
[2]) Von mir gesperrt.

phototropische Krümmung bis zu einem Maximum zu, um dann, mit weiterer Zunahme des Lichtes sich wieder zu vermindern und schließlich in eine negative Krümmung umzuschlagen". Er ging also von einer Vorstellung als selbstverständlich aus, deren Schiefheit ich zu beweisen gesucht habe. Worin zeigt sich denn die Verminderung der phototropischen Krümmung bei gesteigerter Lichtintensität? Doch hauptsächlich in der verlängerten Reaktionszeit, von der ich gezeigt habe, daß sie durch die niedrige Stimmung bedingt ist. Es darf somit nicht wundernehmen, wenn Fitting meiner Arbeit nicht ganz gerecht wurde. Neuerdings (5, S. 147) nähert er sich allerdings meiner Auffassung. Der Widerspruch zwischen der alten Vorstellung vom Optimum und den Befunden über die Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Lichtintensität ist ihm jetzt auch aufgefallen, und er sucht über ihn hinwegzukommen, indem er die Vermutung ausspricht, daß die Verzögerung der positiv heliotropischen Reaktion „nicht schlechthin von einer geringeren Empfindlichkeit gegenüber hohen Lichtintensitäten abhängen kann, sondern mit der längeren Dauer der Belichtung irgendwie verknüpft sein muß". Hierin soll nun auch ein neuer Beweis gegen meine Annahme liegen, daß die Verzögerung der Reaktion auf einer vorübergehenden Indifferenz beruhe. Fitting hat dabei aber übersehen, daß ich obigen Gedanken, daß der Zustand der Indifferenz erst durch die Belichtung hervorgerufen wird, schon auf S. 289 meiner Arbeit ausgesprochen und, wenn auch kurz, experimentell begründet habe. Wenn ich die Folgerungen daraus damals noch nicht zur völligen Klarheit bringen konnte, so lag das zum Teil an dem Mangel an Tatsachen. Der ausführliche Beweis blieb dieser Arbeit vorbehalten und wird weiter unten gegeben.

Blaauw hat die kürzesten Präsentationszeiten bis herab zu 0,001 Sekunden, bei Beleuchtungsstärken (26520 Meterkerzen[1]) gefunden, wo bei dauernder Einwirkung negative Krümmung oder Indifferenz eingetreten wäre. Überhaupt kann nach diesen Ergebnissen von einer Verminderung der heliotropischen Wirkung durch starkes Licht nicht mehr die Rede sein. Woher kommt es nun, daß eine Verzögerung der Reaktion doch tatsächlich eintritt? Oder, wenn man sich auf den Boden meiner Theorie stellt, die eine vorübergehende „Indifferenz" niedrig gestimmter Keimlinge bei starkem Lichte annimmt, wie entsteht diese Indifferenz? Denn daß sie irgendwie entstehen muß, da ja nach ganz kurzer Reizung Krümmung eintritt, ist klar und ist auch früher von mir nachdrücklich betont worden. Ich zeigte nämlich, daß eine Beleuchtung, die, dauernd wirkend, zur Indifferenz führt, falls sie periodisch unterbrochen wird, starke positive Krümmung induziert. (22, S. 289.) Daraus folgerte ich, daß die Pflanze nicht gegenüber einer bestimmten Lichtintensität an sich

[1]) Induzierte Helligkeiten oder, — um das subjektive Moment auszuschalten, das dem Worte Helligkeit anklebt (vgl. 9, S. 4), — besser Beleuchtungsstärken, können nur in Meterkerzen (= Lux) ausgedrückt werden, nicht in H. C. (Hefnerkerzen).

indifferent ist, sondern daß sie in diesen Zustand erst durch die Belichtung mit der betreffenden Intensität gerät[1]).

Es bot sich somit eine Gelegenheit, die Richtigkeit meiner Anschauung zu prüfen. Wird die Indifferenz durch Einwirkung eines Lichtes hervorgerufen, das bei kurzer Präsentation positive Krümmung induziert, bei dauernder aber eine verlängerte Reaktionszeit bewirkt, so muß es dazwischen eine Belichtungszeit geben, die scheinbar gar keine Reaktion hervorruft und erst bei einer Induktionszeit, die länger als die früher ermittelte Indifferenz- (oder Adaptations-)zeit ist, muß wieder positive Reaktion auftreten.

So verhielt es sich nun in der Tat! Schon der erste Versuch ergab ein entsprechendes Resultat. Vier Töpfe mit je etwa 15 Avena-Keimlingen wurden 5 Uhr 30 Min. 100 cm von der Nernstlampe, 5 Sekunden, 1 Minute, 15 Minuten und 25 Minuten belichtet. Um 7 Uhr waren die Pflänzchen in den beiden ersten deutlich gekrümmt, die in den beiden länger belichteten nicht. Nach einer weiteren Viertelstunde hatten die beiden kurz belichteten stark reagiert; die, welche 15 Minuten belichtet worden waren, gar nicht und die 25 Minuten belichteten ganz schwach. Daran änderte sich auch nach 15 und 30 Minuten nichts. Die 15 Minuten belichteten blieben dauernd gerade, waren 2 Stunden 15 Minuten nach Beginn der Exposition, als ob sie nie belichtet worden wären, und auch am nächsten Tage völlig gerade. Genau dasselbe ergab ein gleichzeitiger Parallelversuch bei 150 cm von der Nernstlampe.

Die Reaktionszeit betrug bei Belichtung von Präsentationszeitdauer oder wenig darüber und 15—16° stets etwa 1 Stunde 30 Minuten, wie groß auch die Lichtintensität und demnach die Präsentationszeit war. War nach Verstreichen dieser Zeit und bis 2 Stunden vom Beginn der Belichtung keine Krümmung eingetreten, dann blieben die Keimlinge im Dunkeln dauernd gerade, als ob keine Reizung stattgefunden hätte. Etwa nach 2 Stunden war bei Induktionszeiten, die die Präsentationszeit nicht sehr überstiegen, der Höhepunkt der Krümmung erreicht. Das ist der Zeitpunkt, in dem Blaauw seine Resultate ablas. Bei längeren Belichtungen erfolgte die Reaktion, falls keine Indifferenz eintrat, früher.

27. X. 1908. 16° 60 %[2])

Auerlampe 300 cm ohne Gelbscheibe	Reaktionszeit
Bei dauernder Belichtung	60 Minuten
Induktion 50—70 Sekunden	75 „
„ 10 „	90 „

[1]) Hierher gehört wohl auch eine Beobachtung von J. Loeb (12, S. 576). Er fand, daß Balanus-Larven, die mit dem Lichte einer Quarzquecksilberlampe bestrahlt worden waren, negativ phototaktisch wurden, und zwar auch gegenüber dem Lichte einer Glühlampe, das sonst positive Reaktion hervorrief. Der negativ phototaktische Zustand hielt 10—20 Minuten an, später reagierten die Tiere wieder positiv.

[2]) Die Temperatur und relative Luftfeuchtigkeit sind überall in der obigen Weise in Celsiusgraden und Prozenten angegeben.

Um das beschriebene Verhalten sicherzustellen, und genauere Daten für das Eintreten der Indifferenz bei verschiedenen Lichtintensitäten zu gewinnen, wurden etwa 20 Versuche mit der Nernstlampe und 30 mit der Auerlampe angestellt, die alle im wesentlichen Resultate übereinstimmen. Dieses besteht darin, daß bei einer gewissen Lichtintensität eine Zeit der einseitigen Belichtung gefunden werden kann, die länger als die Präsentationszeit ist und auf die keine nachträgliche Krümmung erfolgt. (Protok. No. 6 u. 7 und Tab. 1 u. 2.) Je höher die Lichtintensität ist, desto kürzer ist die minimale, „Indifferenz“ hervorrufende Induktionszeit, und zwar nimmt sie etwa umgekehrt proportional dieser zu, sodaß es bei diesem physiologischen Effekte offenbar wie bei der Präsentationszeit auf die einwirkende „Lichtmenge“ ankommt. Die Grenze für die Beleuchtungsintensität, wo noch Indifferenz erzielt werden konnte, lag bei der Nernstlampe in etwa 150—200, bei der Auerlampe ungefähr bei 200—250 cm von der Lichtquelle[1]). Im ersteren Falle mußte etwa 4 Minuten, im letzteren etwa 3 Minuten belichtet werden, um Indifferenz zu erzielen. Die niedrigsten, in meinen Versuchen erreichten Werte sind für die Nernstlampe in 25 cm Entfernung, also bei ungefähr 120 Meterkerzen 5 Sekunden, für die Auerlampe in 25 cm Entfernung, also bei etwa 160 Meterkerzen ebenfalls 5 Sekunden. Wurde kürzer belichtet, als diesen angegebenen Grenzwerten entspricht, so trat deutliche Reaktion ein.

Tabelle 1.

Auerlampe (ohne Dämpfung).

Entfernung vom Strumpf					
25 cm	1 u. 2″ +		5, 10, 20, 40″, 1, 2, 5, 10′ ∾		15 u. 20′ +
50 „	5, 8, 10″ +		10, 12, 14, 20, 40″, 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 15′ ∾	20′ + ?	25, 30, 35, 40, 50, 60′ +
75 „	10, 15, 20″ +		20, 40″, 2, 5, 7, 10, 15, 20, 25′ ∾		30, 35, 40′ +
100 „	5, 10, 15, 20, 30″ +	40″ + ?	60, 80″, 7, 10, 12, 15, 20, 25′ ∾	30′ + ?	35, 40, 45′ +
150 „	20, 40, 80″ +		2, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30′ ∾	35′ + ?	35, 40′ +
175 „	10, 20, 80″ +	2′ + ?	5, 10, 15, 20, 25, 30′ ∾		35′ +
200 „	1, 2″ ∾	3 u. 4″ + ?			1, 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40′ + aber alle bis auf die beiden letzten gehen bald zurück!
300 „	3″ ∾	5″ + ?			10, 20, 40, 75″, 2, 5, 7, 12′ +

[1]) Die Zahlen entsprechen hier wie überall einander nicht völlig, wenn man sie auf gleiche photometrische Helligkeit berechnet. Vielmehr ergibt sich überall eine relativ größere Wirksamkeit der Nernstlampe. Das kann allerdings neben dem relativen Gehalt an heliotropisch wirksamen Strahlen auch an der Benutzung anderen Materiales liegen. Aus meinen Zahlen wäre dann zu schließen, daß der Hafer „großer weißer v. Ligowo“ eine etwas höhere „spezifische Stimmungskomponente“ hätte.

Tabelle 2.

Nernstlampe.

Entfernung				
25 cm	1, 2, 4, 5″ +	10, 20, 40, 60, 90, 120, 150, 180, 210″, 4, 6, 8, 12′ ∾		15′ +
50 „	5, 30″ +	60, 90″, 2, 3, 5, 7, 10, 15′ ∾		20, 25, 30′ +
100 „	1, 5, 10, 30, 60, 90, 120″ +	3, 5, 10, 15, 17, 20′ ∾	25′ + ?	25′ +
150 „	5″, 1, 2, 5′ +	4, 8, 10, 20′ ∾		25′ +
300 „	3, 4, 8, 12, 15, 20, 25, 30′ +			

Die Tabellen 1 und 2 enthalten die Resultate der Induktionsversuche bei verschiedenen Beleuchtungsintensitäten und -Zeiten. Das Zeichen + bedeutet positive, ∾ keine Reaktion. + ? bedeutet, daß etwa gleich viel Individuen gerade und gekrümmt oder doch die Krümmungen nur bei der Hälfte sicher zu konstatieren waren.

IV. Überwindung der Indifferenz.

Nachdem ich nun gezeigt habe, daß das Ausbleiben der Krümmung wie ihr Einsetzen durch die Bestrahlung mit einer gewissen Lichtmenge hervorgerufen wird, bleibt zu erörtern, was geschah, wenn länger belichtet wurde als die zur Erreichung der Indifferenz notwendige Zeit. Schließlich mußte ja mit der Annäherung der Induktion an die Reaktionszeit wiederum ein Grenzwert erreicht werden, bei dem neuerlich eine Krümmung eintrat, die Indifferenzperiode also überschritten war.

Als ich diese Frage experimentell in Angriff nahm, war es mir wahrscheinlich, daß die Überwindung der Indifferenz bei verschiedenen Lichtintensitäten durch eine Belichtungszeit hervorgerufen werden würde, die der früher (22, S. 284) ermittelten Adaptationszeit entspräche, da die eigentliche Präsentationszeit als verhältnismäßig sehr kurz außer acht gelassen werden könnte. Es stellte sich aber heraus, daß die Sache verwickelter liegt, sodaß mir bis heute trotz der darauf verwendeten Mühe eine Unklarheit geblieben ist. Es entsprechen nämlich für das benutzte Intensitätsintervall die gefundenen Werte für die Induktionszeit, die die Indifferenz überwindet, zwar einigermaßen in ihrer Größe den früher bei derselben Beleuchtungsstärke gefundenen Umstimmungszeiten[1]). Sie nehmen aber nicht, wie das erwartet wurde, mit der Lichtintensität zu, sondern, wenn auch wenig, ab. (Tab. 1 u. 2.) Man muß nun allerdings bedenken, daß überhaupt nur die Beleuchtungsstärken ungefähr von 25—200 cm von der Nernst- resp. Auerlampe für die Erzielung einer Indifferenz in Betracht kamen, weil größere Lichtstärken nicht zur Verfügung standen und geringere keine Indifferenz mehr hervorriefen. Das ist aber für heliotropische Ver-

---

[1]) Protok. Nr. 8.

suche kein umfangreiches Intensitätsintervall. Doch auch schon innerhalb dieses Zwischenraumes variieren die zur Indifferenz führenden Minimalwerte sehr wesentlich. Es ist also bemerkenswert, daß von 25—200 cm von der Auerlampe die Maximalwerte der Zeit, bei deren Überschreitung wieder wirksame Induktion stattfindet, sich in umgekehrter Richtung und nicht mehr als von 15—35 Minuten, also nicht proportional, verschieben. Man kann daraus vorläufig nur schließen, daß dem die Umstimmungszeit verlängernden Vorgange ein anderer entgegenarbeitet, der auf ein beschleunigtes Krümmungsbestreben hinwirkt, und daß dieser bei einer gewissen Lichtintensität das Übergewicht erlangt. Dieser Vorgang ist voraussichtlich identisch mit demjenigen, der bei adaptierten Pflanzen die mit der Lichtintensität sinkende Reaktionszeit bewirkt. Die Ausmalung weiterer Möglichkeiten unterlasse ich, um so mehr, als nur Versuche mit größeren Lichtintensitäten, als sie mir zur Verfügung standen, Klärung in diese, wie in manche anderen Probleme der heliotropischen Reizbarkeit bringen können.

Nur eins möchte ich an dieser Stelle noch hervorheben, daß nämlich die Umstimmungszeit nie direkt bestimmt wurde, sondern nur ermittelt durch die Differenz der Reaktionszeiten adaptierter und im Dunkeln gewachsener Keimlinge. Da aber die zur Krümmung führenden Prozesse sicherlich schon einsetzen werden, bevor Konstanz der Stimmung[1]) erreicht ist, und zwar mit um so größerer Energie, je größer die Lichtintensität ist, so ist hiermit wieder ein neuer variabler Zeitwert gegeben, der seinerseits die Sachlage kompliziert, und zu dessen Bestimmung neue, umfangreiche Versuchsreihen nötig wären, zu denen vorläufig die Zeit fehlte.

Um nun zu den äußerlich Indifferenz hervorrufenden Induktionszeiten zurückzukehren, so ist die Variationsmöglichkeit dieser Zeiten bei der schwächsten Beleuchtung, die noch Indifferenz hervorruft (etwa 200 cm) am größten, weil sie, absolut genommen, von da mit Steigerung der Intensität des Lichtes von hinten mehr abnimmt als sie von vorne wächst. Die relative Ab- und Zunahme verhält sich dagegen umgekehrt. Die Minimalzeiten, an sich kurz, nehmen bei sinkender Lichtintensität verhältnismäßig stark zu, die langen Maximalzeiten dagegen relativ wenig ab. Die graphische Darstellung (Fig. 3) zeigt diese Verhältnisse nicht richtig, weil sie aus Mangel an Raum verschieden stark zusammengezogen werden mußte. (Vgl. Figurenerklärung.) Wie das Verhalten bei sehr viel größeren Lichtintensitäten wäre, läßt sich vorerst nicht vorraussagen, denn extrapolieren darf man bei physiologischen Kurven nicht und Experimente stehen mir nicht zur Verfügung.

Bei schwächerer Beleuchtung, etwa von 200 cm ab, tritt Indifferenz überhaupt nicht mehr auf, und jede, die Präsentationszeit übersteigende einseitige Belichtung hat eine mit ihrer Dauer wachsende heliotropische Nach-

---

[1]) Über die Konstanz der Stimmung und die Definition der Stimmungshöhe aus der Bestimmung der Präsentationszeiten siehe weiter unten S. 440.

wirkung. An den vorderen und hinteren Grenzen der Indifferenzfläche (vgl. Fig. 3) treten schwache Krümmungen auf, die aber bald zurückgehen. Bei 200 cm, wo eine vollkommene Indifferenz nicht mehr zu erzielen

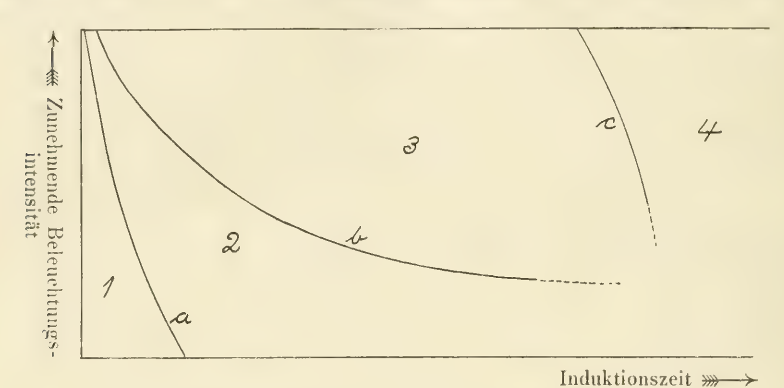


Fig. 3. Die Abscissen-Maße der Kurven sind von der ersten zur letzten steigend zusammengezogen.
1. Gebiet der unterschwelligen Belichtungen.
2. Positive Krümmung durch Überschreiten der Präsentationszeit.
3. Ausbleiben der Reaktion (Indifferenzfläche).
4. Definitiv positive Krümmung nach Erhöhung der Stimmung.

war, verschwimmen diese Grenzen ineinander, so daß sich der Einfluß der Gegentendenzen nur darin zeigt, daß die bei den mittleren Induktionszeiten von 1—30 Min. auftretenden Krümmungen schneller zurückgehen als die bei kürzerer und bei längerer Belichtung. Schließlich, nach etwa $2^1/_4$ Stunden, zeigen nur noch die Keimlinge, die mindestens 40 Min. belichtet worden sind, eine positive Krümmung, während alle anderen gerade oder in Rückkrümmung begriffen sind.

Betrachten wir nun die Reaktionen etwas eingehender, welche durch einseitige Belichtung hervorgerufen werden, die länger als die Präsentationszeit aber kürzer als die kürzeste, Indifferenz verursachende Reizung ist.

Mit Überschreitung der Präsentationszeit wird die Reaktionszeit kaum merklich verkürzt, die Krümmungen werden aber deutlicher und gehen nicht so schnell zurück. Schließlich kommt, mit der Annäherung an die Grenzlinie der Indifferenz, eine Belichtungszeit, wo im Gegenteil, trotz anfänglicher deutlicher Krümmung, die die bei Belichtung von Präsentationszeitdauer an Stärke übertrifft, nach einiger Zeit eine Gegenbewegung einsetzt, die bald zu S-förmiger Krümmung führt. Diese schlägt häufig in eine Form um, die man ohne weiteres für eine rein negative Krümmung halten würde, wenn man ihre Entstehung nicht kennte. Offenbar geht die, inzwischen tiefer gerückte, primäre positive Krümmung autotropisch schneller zurück als die später einsetzende negative Spitzenreaktion.

Die Natur der letzteren konnte nicht ganz aufgehellt werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sie eine wirkliche negative Reaktion darstellt. Die Gründe für diese Auffassung sollen im theoretischen Teile dar-

gelegt werden. Daß die Gegenkrümmung nicht rein autotropisch ist, geht daraus hervor, daß sie um so früher bemerkbar wurde, je länger die Belichtung war, während die eigentliche Gegenreaktion erst nach dem Ausklingen der primären Reizung erscheint, sodaß also der autotropische Ausgleich um so früher erfolgt, je kürzer die Reizung ist. Außerdem setzt sie an der Spitze ein, während die eigentlichen Ausgleichskrümmungen nur das gestörte Gleichgewicht wiederherstellen und die gekrümmte Zone gerade richten. Ganz besonders spricht aber gegen diese Erklärung, daß die Gegenkrümmungen oft energischer waren, als die Zukrümmung, ja daß selbst dann, allerdings schwache, negative Reaktionen beobachtet werden konnten, wenn eine positive Krümmung vorher nicht sichtbar ausgeführt worden war. An geotropische Reaktion, die etwa durch die Abweichung von der Vertikalen hervorgerufen worden sein könnte, war somit auch nicht zu denken Die rein negativen Spitzenkrümmungen traten besonders, aber nicht immer nur dann auf, wenn die Belichtung nicht wesentlich länger gewesen war als sie zur Verhinderung positiver Krümmungen sein mußte. Über die Entstehungsbedingungen ist aber doch keine völlige Klarheit erlangt worden.

Ich habe demnach auch die Frage nicht definitiv entschieden, ob diese schwach negativen Krümmungen, die bei einer gewissen Induktionszeit auftreten, wirklich wesensgleich mit den von N. I. C. Müller, Oltmanns und Figdor beobachteten bei weit stärkerer Dauerbelichtung sind. Jedenfalls muß der Umstand hervorgehoben werden, daß, wie bei dauernder starker Belichtung in einer gewissen Beleuchtungszone (im sog. Optimum von Oltmanns) die Krümmungen verhältnismäßig lange ausbleiben und bei noch stärkerer Beleuchtung selbst negative Krümmungen auftreten, die später auch in positive übergehen können, so hier bei schwächerer Beleuchtung und verschieden langer Induktion erst Indifferenz und dann sogar negative Reaktion hervorgerufen wird, bei noch längerer aber wiederum positive. Eine große Übereinstimmung scheint mir da zweifellos vorhanden.

Alle bisher beschriebenen Versuche sind mit Keimlingen von *Avena sativa* angestellt worden. Um mich zu vergewissern, daß diese in ihrem Verhalten nicht einzeln dastehen, wurden zum Vergleich andere Objekte, wie *Brassica Napus, Hordeum sativum, Panicum miliaceum, Secale cereale, Agrostemma Githago* und *Lepidium sativum* herangezogen. Alle zeigten sich unempfindlicher als der Hafer, d. h. es bedurfte zur Erzielung der entsprechenden heliotropischen Wirkung einer größeren Lichtintensität. So konnte vorübergehende Indifferenz nur bei den drei ersten einwandfrei nachgewiesen werden. Daß die anderen sie nicht zeigten, glaube ich nur auf die schwache Lichtintensität resp. zu geringe Empfindlichkeit zurückführen zu dürfen (vgl. Protok. 6).

Als das bemerkenswerteste Resultat dieser Untersuchungen möchte ich hervorheben, daß bei einer gewissen Stärke der Beleuchtung das anfangs induzierte positive Krümmungsbestreben, wie es bei Unterbrechung der Belichtung nachträglich zum Vorschein

kommt, wieder ausgelöscht wird und sogar in negatives umschlagen kann. Positive Krümmung tritt dann erst wieder ein, nachdem eine ganze Reihe von wechselnden inneren Zustands- und Stimmungsperioden durchlaufen ist. Mit allem Vorbehalt möchte ich hier an die Nachbilder des Auges bei kurzer starker Belichtung erinnern, ohne den Vergleich weiter zu verfolgen.

V. Analogien aus anderen Reizgebieten.

Auch auf rein botanischem Gebiete darf uns die geschilderte Sachlage nach unseren derzeitigen Kenntnissen nicht zu sehr überraschen. Denn wenn Blaauw positive Reaktionen nach sehr kurzer Reizung bei Lichtintensitäten gefunden hat, die, dauernd einwirkend, mindestens sehr verspätete Reaktion oder Indifferenz, wahrscheinlich aber sogar negative Krümmung hervorgerufen hätten[1], so ist das auch nur in der oben dargestellten Weise zu verstehen. Das anfangs induzierte Bestreben zu positiver Reaktion muß wieder zu nichte gemacht werden, wenn die intensive Belichtung andauert. Vielleicht hören wir in der Beziehung noch genaueres, wenn Blaauw seine Ergebnisse ausführlich mitteilt. Es bedurfte also eigentlich nicht einmal meiner Befunde, um zu dieser Erkenntnis zu kommen. Die Sache scheint aber jetzt klarer und die Ergebnisse stützen sich gegenseitig in wünschenswerter Weise.

Um das Bild noch mehr abzurunden, sei an folgende ältere Beobachtungen erinnert. Strasburger, dem wir für die Lehre von der Lichtstimmung soviel verdanken, findet (29, S. 55) eine „Nachwirkung der Dunkelheit" bei neuer Reizung insofern, als „die das Licht zuvor fliehenden, am negativen Rande des Tropfens angesammelten Schwärmer (verschiedener Algen) sich jetzt in entgegengesetzter Richtung in Bewegung setzen. Sie gelangen oft bis zur Mitte des Tropfens, um dann umzukehren". Die Nachwirkung geht hier schnell vorüber. Es genügt aber auch eine kurze Verdunkelung, um diese Wirkung hervorzurufen. Mir scheint diese Beobachtung so zu deuten, daß nach meiner jetzigen Ausdrucksweise die Schwärmer in Dunkeladaptation auf eine kurze Belichtung mit intensivem Lichte zwar positiv reagieren, aber bald durch die Dauer der Belichtung veranlaßt werden (erst indifferent und dann) negativ phototaktisch zu werden. Ich sehe also in dieser Nachwirkung eine, wenn auch kurz dauernde, Stimmungsveränderung, die durch Sauerstoffentzug, wie Strasburger zeigt, dauernder gemacht werden kann. Letztere Tatsache dürfte weitere Untersuchung lohnen, wie überhaupt diese Probleme mit phototaktischen Organismen neu aufgenommen werden sollten. Am meisten Material bieten Loebs (12) Untersuchungen. Er zeigte neuerdings, daß man durch Belichtung mit einer Quarzquecksilberlampe *Balanus*-

[1]) Dies ergibt sich aus dem Vergleich mit den von Oltmanns angewendeten Lichtintensitäten, sowie daraus, daß die von jenem benutzten *Hordeum*-Keimlinge weniger empfindlich sind, als solche von *Avena*.

Nauplien (das sind Krebslarven), negativ heliotropisch machen kann und daß dieser negative Heliotropismus auch bei schwächerem Lichte einige Zeit bestehen bleibt. Darin kann man wiederum einen Beweis für die Anschauung sehen, daß ein Organismus nicht an sich positiv oder negativ gegen eine bestimmte Lichtintensität reagiert, sondern erst durch die Belichtung in diesen Zustand gerät, der sie eventuell auch überdauern kann. Diese Dauer ist freilich bei verschiedenen Organismen als sehr verschieden anzunehmen. Da hierzu noch die positive Reaktion bei intensivem Lichte vor und nach der Helladaptation kommt, deren Dauer auch wieder stark variieren kann, so ist es nicht zu verwundern, wenn die in der Literatur verstreuten Beobachtungen zunächst ein scheinbar nicht zu entwirrendes Chaos darstellen.

In einer älteren Arbeit hat Loeb zusammen mit Groom (7) einen noch wertvolleren Beitrag zu unserem Thema geliefert. Die Verfasser fanden nämlich, daß „1. die Nauplien (von *Balanus*), wenn sie längere Zeit im Dunkeln gewesen sind, ausnahmslos positiv heliotropisch werden, und zwar gegen direktes Sonnenlicht sowohl wie gegen diffuses Himmelslicht oder gegen Lampenlicht; daß 2. aber Licht von einer genügenden Intensität, wenn es einige Zeit auf die Nauplien eingewirkt hat, dieselben ausnahmslos negativ heliotropisch macht; je stärker das Licht ist, um so rascher erfolgt diese Umwandlung." (S. 166.) „Das Paradoxe der Erscheinung liegt in dem Umstande, daß längerer Aufenthalt in direktem Sonnenlichte, welches die Tiere am schnellsten negativ heliotropisch macht, bei dieser Versuchsanordnung die gleiche Nachwirkung hat, wie längerer Aufenthalt in einem lichtleeren Raume: in beiden Fällen sind die Tiere, wenn man sie in diffuses Tageslicht zurückbringt, positiv heliotropisch, um nach einiger Zeit . . . . wieder negativ heliotropisch zu werden". Das entspricht offenbar dem Verhalten der heliotropischen Keimlinge, die auch positiv anstatt negativ reagieren, wenn sie höher gestimmt sind und andererseits bei tiefer Stimmung im Anfang der Reizung mit starkem Lichte positives Krümmungsbestreben zeigen, das sich dort nur durch Unterbrechung der Beleuchtung nachweisen läßt. (Siehe auch den theoretischen Teil S. 460.) Groom und Loeb sagen weiter: „Es wäre möglich, durch eine Theorie die scheinbare Disharmonie beider Tatsachen zu beseitigen; eine derartige Theorie hat uns in der Tat auch zur Anstellung der entscheidenden Versuche geführt —, wir wollen aber in dieser Abhandlung nur die Tatsachen darlegen." (S. 171.) Leider ist diese Theorie meines Wissens auch später nicht veröffentlicht worden. Jedenfalls geht für die Verfasser aus den Untersuchungen hervor, „daß es falsch wäre, schlechthin zu behaupten, die Tiere seien bei starkem Lichte negativ, bei schwachem Lichte positiv heliotropisch." (S. 168.) Und doch ist das bis heute die herrschende Meinung, obwohl seitdem (1890) 18 Jahre verstrichen sind und sich die heliotropischen Keimpflanzen offenbar ebenso verhalten.

Wie steht es nun aber in der Beziehung mit der Netzhaut? Positive und negative Reaktionen gibt es da zwar nicht, es kann aber immerhin die

Frage aufgeworfen werden, ob auch dort die für eine intensive Wirkung charakteristischen Einflüsse eine gewisse Zeit brauchen, um sich geltend zu machen und ob nicht vor Ablauf dieser Zeit dort ebenfalls Reizwirkungen entstehen wie sie bei längerer Einwirkung ein schwächerer Reiz hervorruft. Abgesehen von den Tatsachen des Talbotschen Gesetzes[1]) haben wir die Untersuchungen von Bloch und besonders von Charpentier, welche zeigen, daß ein intensiver Lichtreiz, falls er kurze Zeit einwirkt, nicht die volle Erregungshöhe induziert, sodaß also der Eindruck ein schwächeres Licht vortäuscht. Und zwar ist dessen Stärke bis zu einer gewissen Grenze proportional der Einwirkungszeit, sodaß auch dort wie bei der heliotropischen Pflanze an der Reizschwelle das Produkt aus Intensität und Zeit konstant ist. Bei längerer Einwirkung eines solchen Lichtes aufs Auge nähert sich dann die Erregungshöhe der, die bei dauernder Belichtung erreicht wird. Aus diesen Ergebnissen und aus der Gültigkeit des Gesetzes von Talbot auch für sehr intensives Licht kann man schließen, daß auch die Blendungserscheinungen, die einige Ähnlichkeit mit denen der Indifferenz und negativen Reaktion haben, eine gewisse Dauer der Einwirkung voraussetzen. Ein dunkel adaptiertes Auge sieht bei einem Blitze mehr als es sehen würde, wenn dieselbe Lichtintensität einige Sekunden anhielte. Es ist in diesem Falle keine Zeit zur Blendung, durch die das Auge untüchtiger würde, bis es durch Stimmungserhöhung seine bei dem betreffenden Lichte optimale Sehschärfe erlangt hätte[2]).

Sehen wir uns nun nach Analogien auf anderen Reizgebieten um, so ist von dem meist untersuchten Geotropismus nichts dergleichen zu erwarten, weil überhaupt keine Umstimmung durch die Schwerereizung bekannt ist, wohl aber wäre die chemische Reizbarkeit zum Vergleich heranzuziehen. Bei der Chemotaxis ist freilich die zeitliche Abgrenzung einer Reizwirkung kaum möglich, und wir finden daher dort nur, daß eine Substanz, die bei großer Verdünnung positive Reaktion veranlaßt, bei Erhöhung der Konzentration abstoßend wirkt. Günstiger liegt die Sache beim Chemotropismus, der durch W. Polowzow (21) einem eingehenderen Studium erschlossen ist. Mit ihrer Methode der Diffusion durch Tonrohre ist es möglich, die Einwirkung quantitativ und zeitlich zu beschränken. Sie findet, daß Reize von einer gewissen Intensität (S. 54) nur negative Krümmungen und schwächere, von ihr durch Intermittenz hergestellte (S. 179), nur positive hervorrufen. Dazwischen befindet sich ein Gebiet, in dem anfangs eine schwache Zu-

---

[1]) Dieses besagt, daß intermittierendes Licht um so viel schwächer wirkt, als die eingeschobenen Dunkelpausen betragen. Der physiologische Effekt ist also gleich dem Produkt aus Lichtintensität und Einwirkungszeit, woraus sich ergibt, daß die Wirkung um so geringer ist, je kürzer der Einzelreiz dauert.

[2]) Diese Ausführungen sollen vorläufig nur auf eine Ähnlichkeit hinweisen, ohne daß ich behaupten will, daß eine innere Wesensgemeinschaft zwischen den beiden Gebieten bestehe. Dazu fehlen wohl noch zu sehr die Tatsachen, die aber nicht allzuschwer zu beschaffen sein dürften.

krümmung eintritt, die später in das Gegenteil umschlägt. Wir sehen auch da, daß stärkere Reize im Anfange so wirken, wie schwächere nach längerer Induktion, so daß es möglich ist, die dadurch hervorgerufene positive Reaktion mit dem Mikroskop zu verfolgen, falls die richtige Reizintensität gewählt wird. Wird zur rechten Zeit der Gasstrom abgestellt, „ehe die zeitliche Reizschwelle für die negative Krümmung erreicht ist, so kommt nur eine ausgeprägte positive Krümmung zustande" (S. 53). Ist der Strom zu stark, so ist bei dauernder Einwirkung nur negative Krümmung zu beobachten. Die sich hier anschließenden, durch die Analogie mit dem Phototropismus angeregten Fragen wären hauptsächlich, ob bei einer bestimmten Induktionszeit auch Indifferenz hervorgerufen wird und ob eine negative Reaktion durch Erhöhung der Stimmung auch wieder in positive umschlagen kann. Daß die negative Reaktion nicht durch die Reizintensität als solche hervorgerufen, sondern erst durch die dauernde Einwirkung des relativ starken Reizes erzeugt wird, geht auch dort (vgl. oben S. 25) aus den Versuchen mit intermittierender Reizung hervor, wo rein positive Krümmung durch einen unterbrochenen Gasstrom bewirkt wird, der bei konstanter Diffusion negative Reaktion auslösen würde (S. 179 ff.). Aus all' dem wird geschlossen, „daß die positiven Krümmungen nicht als erstes Stadium des Prozesses angesehen werden dürfen, sondern als eine selbständige Reaktion auf die kurze Einwirkungsdauer der kleinen Mengen der einwirkenden CO_2".

Die Ähnlichkeit mit dem, was ich beim Heliotropismus feststellen konnte, scheint mir recht einleuchtend. Wir sehen also bei zwei Reizgebieten, wo das Auftreten positiver oder negativer Reaktion von der Stärke des Reizes abhängt, daß 1) der schwache Reiz Zukrümmung, der starke Wegkrümmung bedingt, 2) die negative Reaktion erst durch das Andauern des Reizanlasses hervorgerufen wird, indem eine gewisse Intensität der Einwirkung bei kurzer Dauer denselben Effekt hat, wie eine schwächere bei längerer, 3) daß die negative Reaktion bei intensivem Reiz die anfänglich induzierte positive ganz auslöschen kann.

VI. Einfluß der Stimmung auf die Präsentationszeit.

Die Frage, die sich nun darbot, betraf das Verhältnis der Präsentationszeiten zu den früher studierten Stimmungs-Phänomenen. Als Grundlage dazu suchte ich mir eine Vorstellung von der Länge der Präsentationszeiten bei *Avena sativa* und der Gültigkeit des von Fröschel (6) konstatierten Gesetzes zu verschaffen. Dieses besagt, daß das Produkt aus Lichtintensität und Präsentationszeit für jede Pflanzenart einen konstanten Wert hat. Ich benutzte dazu nach einigen Vorversuchen die Beleuchtung in solcher Entfernung von der Nernstlampe, daß die Präsentationszeiten nicht unter das mit meinen einfachen Mitteln konstatierbare Maß hinabgingen. In dem so leider beschränkten Beleuchtungsintervall fand ich das Gesetz gültig. Weitere Unter-

suchungen, die geplant waren, wurden dann durch die Veröffentlichung der Blaauw'schen Ergebnise (30) überflüssig.

Tabelle 3.

Präsentationszeiten von *Avena sativa.*

Entfernung von der Nernstlampe in cm	Gefunden	Berechnet mit Zugrundelegung des Wertes 20″ für 800 cm
150	< 1″	0,7″
300	etwa 2″; 2—3″	2,8″
500	8—10″	8″
600	etwa 9″; 10″; > 10″; 11—13″	11″
700	< 16″; etwa 17″; 15—16″	15″
800	15—20″; 20—25″; 15—20″; 20—22″	20″

Zum Vergleich mit den von Fröschel gefundenen Präsentationszeiten wurde in 800 cm von der Nernstlampe eine Bestimmung mit *Lepidium sativum* gemacht. Sie ergab, daß erst nach 8 Minuten langer Belichtung Reaktion eintrat, daß also nach Fröschels Ausdrucksweise *Avena* etwa 25 mal so empfindlich ist als *Lepidium.* Nachdem so die Präsentationszeiten bei der niedrigsten Stimmung, die möglich ist, bekannt waren, konnte ich dazu übergehen, den Einfluß einer willkürlichen Stimmungserhöhung zu prüfen.

Es war nun bekannt, daß Reaktionszeit wie Präsentationszeit mit steigender Lichtintensität kürzer werden, und daß erstere durch die Stimmungsadaptation ebenfalls sinkt. Es mußte sich daher die Frage ergeben, wie denn die Präsentationszeit von der heliotropischen Stimmung abhängig ist. Sowohl Fröschel wie Blaauw haben nur mit etiolierten Keimlingen gearbeitet und eine Belichtung vor der heliotropischen Reizung nach Möglichkeit vermieden. Wie stellt sich aber die Sache, wenn der Pflanze absichtlich eine höhere Stimmung verliehen wird als sie hat, wenn sie aus dem Dunkeln kommt?

Eine Prüfung dieser Verhältnisse war nun auf zweierlei Weisen zu erreichen. Entweder konnten die Versuchskeimlinge bei verschiedenen Lichtintensitäten unter Drehung bis zur Konstanz der Stimmung belichtet werden, und es konnte dann die Präsentationszeit bei einer bestimmten anderen Lichtintensität gemessen werden. Oder aber es konnte der zeitliche Verlauf der Umstimmung in seinem Einfluß auf die Größe der Präsentationszeiten zu bestimmen gesucht werden. Falls dann die Vorbelichtung eine Wirkung auf die Präsentationszeit hatte, so mußte es sich zeigen, wie lange sie dauern mußte, um diesen Einfluß auszuüben und wie er sich eventuell mit der Zeit verstärkte. Ich wählte die zweite Methode, weil ich hoffte, daß sie gleich einen tieferen und interessanteren Einblick in die Umstimmungsvorgänge erlauben würde, und weil ich vorher nicht wissen konnte, wann Konstanz der Stimmung erreicht sei. Eine längere Rotation war zu vermeiden, weil dabei eine Verschlechterung des Versuchsmateriales nie ganz zu verhindern

war. Die Belichtung hindert das Wachstum, gegenseitige Beschattung führt zu unkontrollierbaren Krümmungen und so fort. Gutes gerades Material von größter Zuverlässigkeit war aber, wie sich bald herausstellte, für diese Versuche unerläßlich. In den Bestimmungen der Präsentationszeiten können sonst zu leicht Irrtümer entstehen.

Es waren a priori folgende Möglichkeiten für einen eventuellen Einfluß der Stimmungserhöhung auf die Präsentationszeit zu bedenken:

1. Die Pflanze konnte während der Adaptationszeit wirklich völlig indifferent gegen einseitige Lichtreizung sein. Dann mußte die Präsentationszeit immer mindestens gleich der Umstimmungzeit sein und mit der Annäherung der Stimmung sinken. Diese Möglichkeit ist nach den neueren Befunden, besonders von Blaauw, nicht verwirklicht.
2. Die Stimmungsveränderung konnte ohne Einfluß auf die Präsentationszeit sein. Das war aber nach den an der Netzhaut gemachten Erfahrungen wenig wahrscheinlich. Das Produkt aus Lichtintensität und Belichtungszeit, die „Lichtmenge", die für den physiologischen Eindruck eines Lichtreizes maßgebend ist, hat nämlich nach Charpentier (1, S. 340) umso weniger Wirkung, je unempfindlicher die Netzhaut durch vorhergehende Belichtung ist, woraus auch für die Pflanzen wahrscheinlich wird das Zutreffen der letzten Möglichkeit:
3. Die Präsentationszeit bei einer gegebenen Lichtintensität wächst mit steigender Stimmung, wie ich das schon früher annahm (22, S. 301).

Ich habe in meiner ersten Mitteilung die Anschauung vertreten, daß die schnellere Reaktion solcher Keimlinge, die an eine gewisse Lichtintensität gewöhnt sind, auf einer Art von Adaptation beruhe, ähnlich wie das für die Netzhaut bekannt ist. In der Sinnesphysiologie des Auges wird der Gang der Helligkeitsanpassung der Netzhaut mit Hilfe von Intensitätsschwellenbestimmungen verfolgt, wie das z. B. Piper (20) getan hat. Er bestimmte im Verlauf der Dunkeladaptation periodisch die geringste, gerade noch unterschiedene Helligkeit einer Fläche, die verschieden stark beleuchtet werden konnte. Solche Messungen sind bei Pflanzen selbstverständlich unmöglich, da bis zur eintretenten Reaktion die Stimmung längst wieder verändert sein würde. Möglich sind dagegen Bestimmungen der Präsentationszeit, weil hierzu nur verhältnismäßig kurze Belichtungen erforderlich sind. Da nun nach den Untersuchungen von Fröschel und Blaauw das Produkt aus Präsentationszeit und Beleuchtungsstärke konstant ist, also in beiden Fällen im Grunde Lichtmengen-Schwellenbestimmungen gemacht werden, so können beide Methoden als analog betrachtet werden.

Allerdings wird auch bei diesen Versuchen während der Exposition die Stimmung verändert. Wenn man aber anstatt der von Piper studierten Dunkeladaptation den umgekehrten Vorgang untersucht, so wird die Veränderung der Stimmung in derselben Richtung fortschreiten und so das Bild weniger stören. Jedenfalls wird ein deutliches Resultat dann zu er-

warten sein, wenn zur Bestimmung der Präsentationszeit dieselbe Lichtintensität benutzt wird wie zur Erhöhung der Stimmung der aus dem Dunkeln kommenden Pflanzen, da unter diesen Umständen die Präsentation nur wie eine Verlängerung der unter Rotation bewirkten Vorbelichtung wirken wird. Die absoluten Zahlen für die Vorbelichtungs- und die Präsentationszeit werden freilich so nicht zu ermitteln sein, da beide Zeiten ineinander übergehen; aber die relativen Werte werden doch auch einen gewissen Einblick in das innere Geschehen ermöglichen. Unter diesen Umständen wird die eigentliche Vorbelichtungszeit größer als die Rotationszeit, aber kleiner als die Summe von Rotationszeit und Expositionszeit sein. Die Präsentationszeit wird kleiner als die Expositionszeit sein. Beide Werte sind umso näher zu bestimmen, je kleiner das Verhältnis von Präsentations- zur Vorbelichtungszeit ist. Leider war es in Wirklichkeit ziemlich groß, da die Präsentationszeiten mit der Belichtungszeit schnell wachsen. Die Resultate ergeben daher nur ganz annähernd ein Bild von dem Ansteigen der Stimmung. Vielleicht wäre es doch besser gewesen, die Präsentationszeiten bei einer höheren Lichtintensität zu messen, als sie der Vorbelichtung diente. Das bleibt der Zukunft vorbehalten.

Eine andere größere Schwierigkeit lag darin, daß das Material, das bisher bei allen Reaktionszeit- und Grenzbestimmungen so schön übereinstimmende Werte gegeben hatte, sich bei diesen neuen Versuchsreihen als außerordentlich „launisch" erwies, so daß auch unter Zuhilfenahme mehrerer Einzelbestimmungen keine ganz befriedigende Übereinstimmung erhalten werden konnte.

Die Versuche fanden in der Weise statt, daß immer vier möglichst gleichmäßige Töpfchen mit *Avena*-Keimlingen von 2½—3½ cm Länge bei einer relativ schwachen Beleuchtung, die keine täuschende Indifferenz mehr hervorrufen konnte[1]), eine gewisse Zeit rotiert wurden, daß dann der Klinostat angehalten und nun in bestimmten Zeitabständen ein Topf nach dem anderen ins Dunkle gestellt wurde. Nach 90 Minuten begann die Prüfung der Resultate bei gelbrotem Lichte und wurde dann alle 10 oder 15 Minuten wiederholt[2]).

Vorbelichtung und Präsentationszeit.

Tabelle 4.

Auerlampe 100 cm, Dämpfungsscheiben II + IV.

Vorbelichtung	0	Min.	Präsentationszeit	8— 10	Sek.
"	1	"	"	20— 30	"
"	2	"	"	110—120	"
"	3	"	"	140—160	"
"	5	"	"	etwa 6	Min.
"	10	"	"	6—8	"
"	20	"	"	6—8	"

[1]) Gelbscheibe II + IV, 100 cm v. d. Auerlampe, vgl. Methodik S. 419.

[2]) Auch hierbei wurden manchmal schwach negative Krümmungen ohne vorhergehende positive beobachtet, über deren Ursache ich nichts zu sagen weiß, da sie nicht weiter verfolgt wurden.

Tabelle 5.

Nernstlampe ohne Dämpfung.

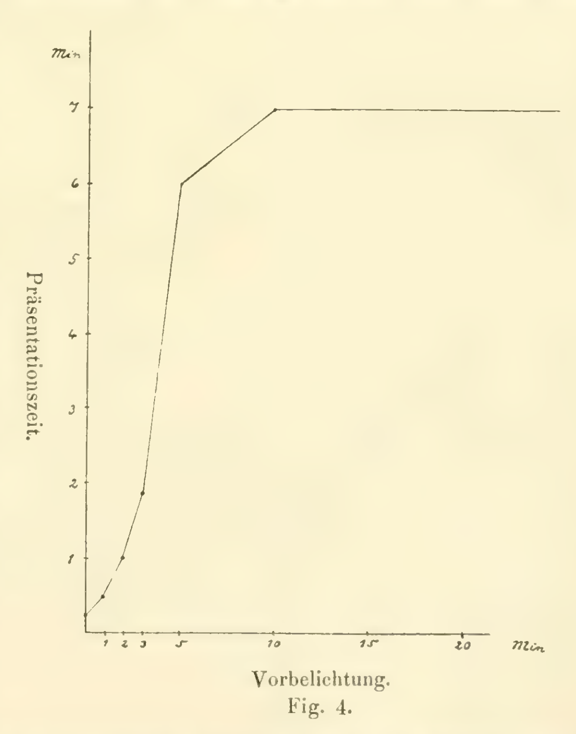
Vorbel.	Entfernung von der Lichtquelle 150,	300,	600,	800 cm	
0 Min.	< 1″	3″	11″	20″	
5 „	1′	1—1,5′	1—1,5′	1,5—2′	Präsentationszeiten
10 „	2′	3′	3′	3—4′	
15 „	2′	3—4′	3—4′	4′	
20 „	2′	3—4′	3—4′	4′	
4 Stden.	2′	3—4′	3—4′	4′	

Die Versuche ergaben mithin folgende gesicherte Resultate[1]):

1. Durch Belichtung wird die Präsentationszeit verlängert, sodaß deren Dauer als Maß der Stimmungshöhe dienen kann.

2. Diese Verlängerung der Präsentationszeiten erfolgt vom Beginn der Vorbelichtung anfangs langsam, dann schneller und schließlich wieder langsamer.

3. Schon nach etwa 20 Minuten konnte bei den gewählten Lichtintensitäten eine weitere Veränderung der Präsentationszeiten nicht mehr konstatiert werden, so daß diese auch nach vier Stunden Belichtungszeit nicht größer waren, als nach 20 Minuten dauernder.



Vorbelichtung.
Fig. 4.

Die Wiederabnahme der Präsentationszeiten nach der Verdunkelung erfolgt weit langsamer, so daß z. B. nach 10 Minuten Rotation am Licht und 10 Minuten Verdunkelung länger gereizt werden muß, um Krümmungen zu erzielen, als wenn die Pflanzen nie ans Licht gekommen wären.

Über die Kurve des Absinkens kann ich noch keine genauen Angaben machen, da ich bisher nur wenige Bestimmungen angestellt habe. Ich hoffe aber die Untersuchungen in der Richtung weiter ausbauen zu können, wenn es gelingt, der starken individuellen Schwankungen irgendwie Herr zu

[1]) Vgl. Protok. Nr. 9, Tab. 4 u. 5 und Fig 4.

werden. Sonst bleibt nichts anderes übrig, als eine weit größere Anzahl von Einzelbestimmungen zu sammeln. Denn die Sache scheint mir an sich wichtig genug, selbst eine größere Mühe zu lohnen. Ferner habe ich bisher auch darüber keine Klarheit erlangt, ob die Stimmung nach einmaliger Belichtung jemals wieder auf den tiefsten Stand, wie er bei völliger Erziehung im Dunkeln vorliegt, zurückgeht. Da man bei nicht zu hoher Temperatur (14—15 ^{0}) die *Avena*-Keimlinge relativ lange gebrauchsfähig erhalten kann[1]), so ist diese Frage angreifbar, wenn auch wegen der sich möglicherweise mit dem Alter ändernden Eigenstimmung vielleicht nicht ganz lösbar. Eine andere Frage ist die, inwiefern mit der Präsentationszeit ein wirkliches Maß der Stimmungshöhe gegeben ist, oder, da absolute Messungen dieser Eigenschaft an sich ja nicht möglich sind, ob der Stimmungsverlauf mit einer eventuell zu findenden anderen Meßmethode, die mir bis jetzt nicht zur Verfügung steht, sich anders darstellen würde. Es wäre z. B. möglich, daß auch dann, wenn die Präsentationszeit sich durch eine Belichtung von bestimmter Intensität nicht mehr ändert, wenn also, mit diesem Maße gemessen, Konstanz der Stimmung eingetreten ist, doch noch Stimmungsveränderungen vor sich gehen, die vielleicht auf andere Weise nachgewiesen werden könnten.

Eine experimentell angreifbare Seite dieser Frage ist die, ob das Absinken der Stimmung nur von der durch die Länge der Präsentationszeit definierten Stimmungshöhe abhängt oder ob nicht vielmehr ein gewisser Zustand länger erhalten bleibt, wenn die ihn bewirkende Belichtung länger angedauert hat als zur Erreichung der sogen. Konstanz nötig ist. Bei langen Belichtungszeiten wird das zweifellos so sein[2]), solche Versuche habe ich jedoch bis jetzt nicht angestellt. Bei kurzer Belichtung und nachträglicher Verdunkelung habe ich einige wenige gemacht, die den Einfluß der vorhergehenden Belichtungsdauer nur schwach zeigten. Doch müßten diese Versuche, wie überhaupt die über das Absinken der Stimmung, noch wesentlich erweitert werden. Das angegebene kann nur zur Orientierung dienen. Immerhin geht daraus hervor, daß das Absinken der Stimmung langsamer erfolgt als das Ansteigen! Denn nach 10 Minuten Belichtung und 10 Minuten Verdunkelung ist nicht der Anfangszustand erreicht, wie er bei den aus völliger Finsternis kommenden Pflanzen vorliegt; sondern ein Zustand — soweit er sich aus der Präsentationszeit erschließen läßt — der etwa einer Belichtung von etwas weniger als 2 Minuten entspricht. Den gleichen Schluß habe ich früher aus Reaktionszeitversuchen gezogen (22, S. 285) und dasselbe gilt auch für die Netzhaut.

---

[1]) Bei etwa 20—22 ^{0} sind sie eigentlich nur einen Vor- oder Nachmittag brauchbar, weil die große Periode zu schnell vorübergeht und die Coleoptile durchbrochen wird.

[2]) Entsprechende Resultate liegen von Rabinowitsch für die Netzhaut vor (26). Es muß also die gegenteilige Angabe auf S. 299 meiner älteren Arbeit, die sich auf Piper stützte, berichtigt werden.

Das Hauptresultat der in diesem Kapitel beschriebenen Versuche ist jedenfalls das, daß die Pflanze durch Erhöhung ihrer Stimmung in einen Zustand gerät, in dem bei gleichbleibender Lichtstärke eine Belichtung von größerer Dauer erforderlich ist, um Reaktion hervorzurufen. Offenbar ist unter diesen Umständen zur Erzielung desselben physiologischen Effektes eine größere Licht- oder vielmehr Beleuchtungsmenge nötig, als bei niedrigerer Stimmung. Entsprechend fand Charpentier (1, S. 193) „Plus que cette masse de lumière nécessaire est considérable, plus la sensibilité lumineuse est faible, et réciproquement". Dieser Schluß wird aus Versuchen gezogen, in denen gezeigt wird, daß bei einer gewissen Helladaptation entweder die Intensität oder die Dauer der Belichtung erhöht werden muß, um denselben Gesichtseindruck zu erzielen, der bei Dunkeladaptation beobachtet worden war. Wir sehen also auch hier eine Analogie zwischen heliotropischer Stimmungserhöhung bei Pflanzen und Helladaption der Netzhaut des menschlichen Auges.

Was die Kurve des Anstieges betrifft, so ist diese für die Netzhaut von Lohmann (13) bestimmt worden. Weil aber die Helladaptation viel schneller erfolgt als der umgekehrte Vorgang und außerdem während der ersten Zeit nach Beginn der Belichtung die Nachbilder eine Einstellung der Schwellenwerte nicht erlauben, ist diese Kurve nicht mit der Bestimmtheit anzugeben, wie sie Piper für die Dunkeladaptation erreicht hat. Ihr erster Teil fehlt ganz, weil die störenden Nachbilder anfangs die Schwellenbestimmung unmöglich machten. Es kann also nicht gesagt werden, ob auch dort wie bei der Piperschen Kurve für negative Adaptation und meiner für positive bei Pflanzen, der raschen Veränderung ein Zeitabschnitt vorangeht, in dem die Wirkung noch relativ gering ist. Im weiteren Verlaufe entspricht die Lohmannsche Kurve der meinen und der Pipers, indem die Veränderung in der Zeiteinheit immer geringer wird, bis Konstanz eintritt. Es ist anzunehmen, daß es möglich wäre, die Helladaptation der Netzhaut, weniger gestört durch Nachbilder, schon von einem früheren Stadium ab zu verfolgen, wenn man mit geringeren Lichtintensitäten arbeitete, — so wie ich mich auch gezwungen sah, eine verhältnismäßig schwache Beleuchtung zu benützen, um Indifferenzen zu vermeiden. Unter diesen Umständen dürfte die Kurve dieselbe Übereinstimmung mit der meinigen zeigen, wie es die Pipersche wirklich tut. Doch ist diese Prophezeiung natürlich von Gewißheit weit entfernt.

Schließlich sehe ich in dem Ergebnisse, daß die zur heliotropischen Reaktion führende mindeste Beleuchtungsmenge mit der Stimmung steigt, einen neuen Beweis dafür, daß keineswegs bei etiolierten Keimlingen die Lichtempfindlichkeit geschwächt ist und dadurch etwa die verlängerten Reaktionszeiten bei starker Beleuchtung herrühren können, eine Hypothese, die Fitting in seinem Referate anführt (4, S. 326). Es verhält sich vielmehr umgekehrt, es wird, wenn man so sagen will, durch Aufhebung der Dunkeladaptation die Lichtempfindlichkeit geschwächt.

VII. Auf die Induktion folgende allseitige Belichtung.

Will man die Induktionswirkungen beim Heliotropismus und Geotropismus miteinander vergleichen, so muß man dafür sorgen, daß Reizung und Ausführung der Krümmung unter möglichst ähnlichen Bedingungen vor sich gehen. Bei den Messungen der Präsentationszeit hat man die belichteten Pflänzchen bisher stets ins Dunkle gestellt, um nachträgliche Reizung auszuschließen. Es ist dabei auch gewöhnlich nicht versucht worden, die Schwerkraftwirkung durch Rotation „auszuschließen". Letzteres ist dagegen bei den Messungen der geotropischen Präsentationszeit üblich. Fragt man sich, was dadurch erreicht wurde, so ist a priori nicht vorauszusehen, ob die induzierte Krümmung bei nachträglicher Rotation an horizontaler Achse, oder bei Vertikalstellung intensiver wird. In ersterem Falle wirkt der beginnenden Krümmung (neben der nicht zu vermeidenden Rektipetalität) vielleicht die allseitige Reizung ähnlich entgegen, wie im zweiten der mit Beginn der Abweichung von der Vertikalen einsetzende einseitige Schwerereiz. Es scheint mir sogar, als könnten möglicherweise manche der als Autotropismus zusammengefaßten Phänomene auf die ausgleichende Wirkung der allseitigen Reizung zurückgeführt werden, wenn ich das weiter unten zu schildernde entsprechende Verhalten bei heliotropischer Reizung vergleiche.

Nun ist zwar bekannt, daß geotropische Induktionen am Klinostaten stärker zum Ausdruck kommen. Ob die Rotation jedoch in allen Stadien des Reizprozesses nach der Induktion fördernd wirkt, bleibt noch zu untersuchen. Selbst wenn diese Frage aber bejaht wird, darf nicht das gleiche für die heliotropische Reizung geschlossen werden. Dort muß zwischen der Rotation gegen die Schwerkraftswirkung, die nach Wiesner (32 I, S. 56) und Guttenberg (8, S. 212) fördernd auf die Ausführung der Krümmung wirkt und der gegen die Richtung des Lichtes unterschieden werden.

Ein völliges Ausschließen gleichartiger späterer Reize ist beim Geotropismus nicht wie beim Heliotropismus möglich. Bei ersterem sehen wir, daß die allseitige Reizung die vorausgehende einseitige wahrscheinlich nicht beeinflußt und daß daher bei der kürzesten Induktionszeit, die noch Reaktion hervorruft, also der Präsentationszeit, am Klinostaten eine stärkere Krümmung auftritt, als wenn die Objekte nach der Reizung vertikal gestellt werden. Wollen wir beim Heliotropismus möglichst ähnliche Bedingungen haben, so müssen wir die Pflanze eigentlich nach der Reizung gleichzeitig gegen die Richtung der Schwerkraft und der Lichtstrahlen rotieren lassen, nicht aber letztere ausschalten, wie das bei den Präsentationszeitbestimmungen bisher immer geschehen ist. Von der Rotation gegen die Richtung der Schwerkraft wollen wir hier absehen; reizen wir aber die Pflanzen mit Präsentationszeitdauer heliotropisch und lassen wir sie nachher bei derselben Beleuchtung an vertikaler Achse rotieren, so finden wir das überraschende Resultat, daß das induzierte heliotropische Reaktionsbestreben dadurch völlig ausgelöscht wird. Schon eine nachträgliche Rotation, die etwa gleich lang wie die

vorausgegangene Reizung ist, genügt, um den Eindruck der einseitigen Belichtung auszulöschen, und zwar auch bei schwachen Lichtintensitäten, wo keine Indifferenz möglich ist. Das Verhältnis von Induktionszeit und Auslöschungszeit war bei den studierten Intensitäten und Zeiten ungefähr gleich 1 [1]. Die längste geprüfte Induktion war eine solche von 7 Minuten, die kürzeste 20 Sekunden. Außerdem wurde geprüft, wie lange einseitig belichtet werden mußte, damit bei nachträglicher dauernder Rotation unter denselben Lichtverhältnissen noch eine Krümmung sichtbar würde. Es zeigte sich, daß dabei eine Induktionszeit von 25 Minuten nötig war. Nach einer Belichtung von nur 20 Minuten trat bei nachträglicher Rotation keine Reaktion mehr auf, die mit bloßem Auge zu erkennen gewesen wäre.

Tabelle 6.

Zusammenfassung der Resultate bei einer auf die Induktion folgenden allseitigen Reizung unter Rotation.

Avena sativa, 100 cm v. d. Auerlampe, Dämpfungsscheiben II + IV.

Induktion	Rotation		
20″	20″ [2]; 25″;		30″; 35″; 40″; 80″; 120″;
30″	20″; 25″;	25″;	30″; 40″; 50″; 60″;
40″	20″; 30″;	40″;	40″; 50—80″;
60″	0″; 20″; 40″; 60″;	60″;	60″; 80″; 100″;
2′	0; 1′; 2′;		2′; 3′; 4′; 6′; 8′;
3′	0;		3′; 5′;
5′	0; 3′; 5′;		5′; 7′; 7,5′;
7′	0;		6′; 8′;
10, 15, 20′			dauernd
25′	dauernd		
Resultat:	reagieren	zweifelh.	bleiben gerade

Nach der 25 Minuten langen Induktion wurde die Reaktion, bei dauernder allseitiger Belichtung durch Rotation, etwa 80 Minuten nach Beginn der Reizung sichtbar. Hier gilt also die Regel nicht mehr, daß die Rotationszeit etwa gleich der Induktionszeit sein muß, um die heliotropische Krümmung zu verhindern. Leider geht aus meinen Protokollen nicht hervor, ob auch nach einer Induktion von 20 Minuten eine ebensolange Rotation genügt, um

[1] Diese „Konstante" hatte einen kleinen Gang, insofern, als längere Induktionen durch eine verhältnismäßig etwas kürzere Rotation ausgelöscht wurden.

[2] Einmal unterstrichen bedeutet, daß der Versuch mit gleichem Resultat wiederholt wurde, zweimal unterstrichen, daß er doppelt wiederholt wurde u. s. f.

Krümmung zu verhindern, oder nur eine dauernde. Es wäre möglich, daß erst dann, wenn die Zeit der einseitigen Belichtung einen gewissen Schwellenwert erreicht (in diesem Falle 25 Minuten), der vielleicht durch den mit bloßem Auge nicht sichtbaren Beginn der Reaktion gekennzeichnet ist, nachträgliche Rotation nicht mehr gänzlich auslöschend wirken kann, wenn auch die Krümmung schneller zurückgeht als im Dunklen; während bei etwas kürzerer Induktion eine wesentlich kürzere Rotation schon die Krümmung verhindert. So wäre es zu verstehen, daß die bei Induktionszeiten von 20 Sekunden bis zu 7 Minuten gefundene Regel für Reizungen von einer gewissen Länge plötzlich ihre Geltung verlöre. Doch bleibt das bis zur Anstellung neuer Experimente, die auch in dieser Frage nötig erscheinen, eine rein hypothetische Erklärungsmöglichkeit. Es ist ebenso möglich, daß die nur in einem engen Gebiete konstatierte Regel, daß die Auslöschungszeit etwa gleich der Induktionszeit ist, für längere Reizungen nicht mehr gilt.

Jedenfalls haben diese Versuche das Resultat gezeitigt, daß eine spätere heliotropische oder doch jedenfalls Lichtreizung durchaus nicht ohne Wirkung auf eine vorangegangene ist, wenigstens wenn seit Beginn der ersten Reizung nicht zu lange Zeit verstrichen ist. Ob das Entgegengesetzte stattfindet, daß nämlich die erste Induktion eine darauf folgende beeinflußt, läßt sich aus meinen Versuchen noch nicht ersehen. Czapek (2, S. 13) verneint diese Beeinflussung. Er hat 45 Minuten gereizt. Heute müßte man die Forderung aufstellen, daß bei konstanter Stimmungshöhe gearbeitet und wesentlich kürzer induziert würde, um klare Antworten auf diese Frage zu erhalten. Immerhin ist Czapeks Ergebnis auch für uns von Wert.

Das Resultat, das sich bei meiner wesentlich anderen Fragestellung ergab, leitet uns zu weiteren Betrachtungen. Zunächst ist es bemerkenswert, daß der einmal begonnene Reaktionsverlauf überhaupt noch durch gleichartige Reizeinflüsse verändert werden kann. Daß eine die Krümmungsreaktion selbst treffende Einwirkung auch nach dem Reizanstoß noch das Resultat modifizieren kann, ist leicht verständlich. Daß aber eine nachträgliche Reizung, die nach unseren heutigen Vorstellungen erst die Reizkette von Anfang bis zu Ende durchlaufen muß, ehe sie nach außen hin wirkt, doch einen vorangegangenen Impuls gleichsam überholen und zu nichte machen kann, ist wohl eine neuartige Vorstellung. Es läßt sich noch nicht übersehen, ob sie geeignet ist, unsere hypothetische Vorstellung von der einsinnig gerichteten Kette von Vorgängen, die die Perzeption mit der Reaktion verknüpfen, umzugestalten. (Vgl. 14, S. 171[1]).

---

[1]) Man vergleiche auch die Erscheinung, daß zwei aufeinanderfolgende entgegengesetzte geotropische Impulse einander aufheben. Fitting, Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905, S. 378 ff.

Übrigens konnte auch schon aus den Versuchen, die die Auslöschung einer induzierten heliotropischen Krümmung durch gleichgerichtete Reizung, also das Ausbleiben der Krümmung bei Verlängerung der Induktion, zeigten, geschlossen werden, daß ein jüngerer Reiz in die schon begonnene ältere Reizkette eingreifen kann. Wie das geschieht, darüber kann ich leider nichts aussagen. Nur das eine verdient noch hervorgehoben zu werden, daß auch bei nachträglicher Induktion unter Umständen nicht nur keine positive, sondern sogar negative Krümmung auftrat, die ein etwas höheres Maß erreichen konnte als bei bloßer einseitiger Induktion. Bei der von mir für diese Versuche durchgängig gewählten Beleuchtung (100 cm, II + IV, s. oben S. 419) traten negative Krümmungen am schönsten nach 5 Minuten Induktion und 5 Minuten Rotation auf, und zwar etwa 3 Stunden nach Beginn der Belichtung, wie denn überhaupt diese Erscheinung überall eine wesentlich längere Beobachtungszeit erforderte als die Konstatierung positiver Reaktionen. Es wurde versucht, die Zeitgrenzen festzulegen, innerhalb deren die Belichtung und die Rotationszeit variieren darf, um die Erscheinung hervorzurufen. Zunächst mußte ich mich vergewissern, ob die nachträgliche Rotation bei demselben Lichte nicht wie eine einfache Verlängerung der Induktion wirkte. Es wurde zu dem Zwecke je ein Topf

a) 5 Minuten gereizt, 2,5 Minuten rotiert
b) 5 „ „ 5 „ „
c) 7,5 „ „ nicht rotiert
d) 10 „ „ „ „

Darauf ins Dunkle gestellt. Alle Belichtungen begannen 10 Uhr 15 Minuten.

	a	b	c	d [1]
12 h 15′	∾	∾	+ ?	+ ?
12 h 30′	∾	∾	+	+
12 h 45′	∾	∾	+	+
1 h	∾	— ? ?	++	+ bis ×
1 h 10′	∾	—	++	×
1 h 15′ photographiert b u. c	vgl. Tafel VII Fig. 4.			

Man sieht, daß eine Induktion, deren Dauer gleich der Reiz- + der Rotationszeit ist, nur die Krümmung verstärkt, aber nicht auslöschend wirkt oder gar negative Krümmung veranlaßt. Es handelt sich ja auch um eine zu schwache Lichtintensität, als daß diese Erklärung wahrscheinlich gewesen wäre.

Nun wurde versucht, ob auch bei einer Induktion von 3 und 7 Minuten eine negative Krümmung durch nachträgliche Rotation hervorgerufen werden kann.

[1]) Zeichenerklärung Tab. 1 S. 428, — bedeutet negative, × bedeutet Zurückgehen einer Reaktion.

15. I. 09. 16° 65%. 100 cm v. d. Auerlampe II + IV.

	gereizt	rotiert		gereizt	rotiert
a)	3′	0′	d)	7′	0′
b)	3′	3′	e)	7′	6′
c)	3′	5′	f)	7′	8′

Darauf ins Dunkle. Belichtung hatte begonnen 10^h 10′.

	a	b	c	d	e	f
11^h 50′	+ ?	∞	∞	+ ? ?	∞	∞
12^h	+ ?	∞	∞	+ ?	∞	∞
12^h 10′	+	∞	∞	+	∞	∞
12^h 20′	+	∞	∞	+	∞	∞
12^h 30′	+	∞	∞	+	∞	∞
12^h 45′	+	∞	∞	+	∞	— ? ?
1^h	+	∞	∞	+	— ? ?	— ? ?
1^h 15′	+	∞	∞	+	— ?	— ?

Als Resultat ergab sich, daß nach 3 Minuten Induktion durch eine Rotation von 3 und 5 Minuten die Reaktion verhindert, aber keine negative Krümmung hervorgerufen wurde. Bei 7 Minuten Reizung wurde durch 6 und 8 Minuten lange Rotation die positive Reaktion ausgeschaltet und eine negative Krümmung erzeugt, die aber wesentlich schwächer war, als die bei 5 Minuten langer Induktion und Rotation. Ein anderer Versuch zeigte, daß bei noch längerer Rotation wiederum keine negative Krümmung auftrat. Längere Reizung als solche von 7 Minuten wurde daher nicht versucht, da hiermit schon das Optimum für das behandelte Phänomen überschritten war, das freilich nach diesen Versuchen gleich rätselsaft bleibt. Jedenfalls dürfte sich aber seine Bedeutung nicht von der der Auslöschung durch nachträgliche Rotation trennen lassen.

Es wäre nun denkbar, daß diese Auslöschung auf der nachträglichen Stimmungserhöhung beruhte, die es bewirkte, daß der Reiz, trotzdem er perzipiert war, in einer Phase der Kette nicht die Reizschwelle erreichte. Man müßte dann annehmen, daß die Stimmungsveränderungen allgemein nicht die Perzeption, sondern ein späteres Glied der Reizkette beeinflußten. Diese Auffassung ist auch nicht gänzlich abzulehnen, doch fehlen eigens darauf gerichtete Untersuchungen, und die absoluten Zeitwerte scheinen nicht mit denen bei vorhergehender Rotation zu stimmen. Vor allem müßten dann wohl auch kürzere Induktionen als solche von 25 Minuten während nachträglicher dauernder Rotation zu Krümmungen führen, da auch bei längster Vorbelichtung so hohe Werte der Präsentationszeiten nicht erreicht wurden. Die Umstände, die da hineinspielen, sind aber noch nicht so gut zu übersehen, daß ein abschließendes Urteil möglich wäre. Jedenfalls entsprach eine vorangehende Rotation einer nachfolgenden nicht ganz in ihrer Wirkung.

Es ist deshalb wohl die Stimmungserhöhung nur als ein bei der Auslöschung der Induktionswirkung möglicherweise hineinspielender Faktor auf-

zufassen, zu dessen Ausschaltung Versuche mit konstanter Stimmung erwünscht wären[1]. Das Wesentliche wird jedenfalls in der ausgleichenden Wirkung der allseitigen Reizung liegen. Ich möchte mit einigem Vorbehalt die Vermutung aussprechen, daß die verminderte Differenz der Erregungshöhen auf den einander gegenüberliegenden Seiten beim Zustandekommen der beschriebenen Erscheinung mitwirkte. Das wäre dann ein neues Argument für die Auffassung, daß die heliotropische Sensibilität eine Unterschiedsempfindlichkeit darstellt, daß es also auf den Lichtabfall und nicht auf die Lichtrichtung ankommt, während sich der Geotropismus umgekehrt verhält. Da übrigens bei letzterem keine Stimmungsveränderung durch die einwirkende Kraft in Betracht kommt, so ist die Mitwirkung des ersten Faktors ebenfalls mit der Tatsache vereinbar, daß beim Schwerereiz die allseitige Reizung keine Auslöschung einer vorangegangenen Induktion bewirkt, sondern sogar das Anwachsen der Krümmung erleichtert. Die Regel, daß die Auslöschungszeit etwa gleich der Induktionszeit ist, ist deshalb bemerkenswert, weil es eigentlich anzunehmen war, daß zur Vernichtung eines heliotropischen Anstoßes eine gleichgroße Gegenkraft erforderlich sei. Diese wäre aber durch eine Belichtung von derselben Dauer und Intensität in genau entgegengesetzter Richtung gegeben, und es ist klar, daß bei einer Belichtung unter Rotation die der induzierten Krümmung direkt entgegenwirkende Komponente weniger Kraft haben muß, als bei dauernder Reizung in entgegengesetzter Richtung. Man hätte sogar erwarten können, daß die Rotation ganz ohne Wirkung gewesen wäre, weil während derselben alle richtenden Einflüsse sich gegenseitig aufheben. Wenigstens hätte das der herrschenden Meinung und den bestehenden Klinostaten-Theorien entsprochen. Die hier angedeuteten Probleme scheinen mir aber eine erneute Bearbeitung auch der geotropischen Reizvorgänge von diesen Gesichtspunkten aus zu verlangen. Die geschilderten Versuche sind jedenfalls nach mehreren Richtungen weiter auszubauen.

VIII. Fehlerquellen und Umgrenzung der Stimmungsphänomene.

Aus den angeführten Tatsachen ist ersichtlich, daß die heliotropische Präsentationszeit, wie sie Fröschel und Blaauw ermittelt haben, nicht nur von der Lichtintensität (abgesehen von Pflanzenart, Temperatur etc.) abhängig ist, sondern auch noch von anderen Bedingungen. Die Pflanzen müssen nämlich nach den heliotropischen Reizungen im Dunkeln aufrecht stehen und dürfen weder vorher noch nachher von heliotropisch wirksamem Lichte getroffen werden. Ferner ist die Forderung aufzustellen, daß die Krümmung fortlaufend beobachtet werde, da die minimale Reaktion bald

---

[1]) Diese sind inzwischen nachgeholt worden und bestätigend ausgefallen. Vgl. Anhang.

rückgängig gemacht wird. Wird die geeignete Zeit gewählt, so genügt allerdings auch einmalige Beobachtung oder doch eine Kontrolle von Zeit zu Zeit, die ohne Gefahr mit Hilfe schwacher Beleuchtung vorgenommen werden darf, falls damit nicht zu früh begonnen wird und nur das Auftreten oder Nichtauftreten einer Reaktion festgestellt werden soll. Ob durch nachträgliche Rotation im Dunkeln an horizontaler Achse etwas geändert wird, geht aus den vorhandenen Angaben nicht klar hervor. Es ist aber wahrscheinlich, daß dadurch die Präsentationszeit herabgesetzt wird, so wie es für die Reaktionszeit bekannt ist.

Wichtiger erscheint die von Polowzow aufgerollte Frage, ob es nötig sei, für derartige Feststellungen die mikroskopische Messung zu Hilfe zu nehmen. Nach meinen Erfahrungen ist ihre Forderung, immer mikrometrische Einzelbeobachtung an Stelle der Beurteilung mit bloßem Auge zu setzen, übertrieben. Die vor ihr erreichten Resultate zeigen schon, daß sich viele Fragen auch ohne das Meßmikroskop mit Erfolg angreifen lassen, manche verlangen sogar die Massenbeobachtung. Andererseits gibt es sicher eine ganze Anzahl Fragen, an die man nur mit Hilfe der feinsten Meßmethoden herankommen kann, und so sollten sich beide Arbeitsweisen ergänzen und durchdringen, womöglich sogar durch noch wieder andere, vorläufig weniger ausgebildete, unterstützt werden. Als solche wären z. B. die periodische Zeichnung mit einem geeigneten Apparate oder die Photographie der reagierenden Objekte zu nennen, für die brauchbare Methoden auszuarbeiten ich im Begriffe bin.

Die Arbeit von Polowzow enthält neben den gefundenen speziellen Tatsachen der chemotropischen Reizung durch Gase, noch mancherlei beachtenswertes. So z. B. den schnellen Beginn der „aeroïdotropischen" und geotropischen Krümmung. Selbst bei der größten Schnelligkeit der Beobachtung wurde unter Umständen der Anfang der Reaktionskrümmung verpaßt. (21, S. 164.) Das ist ein Resultat, das man kaum erwartet hätte, wenn auch schon früher kurze Reaktionszeiten, z. B. von Oltmanns, mikroskopisch festgestellt wurden.

Es machte sich nach diesen Befunden nötig, die heliotropische Reaktion auch mikroskopisch zu verfolgen. Ich arbeite mit einer Vergrößerung von etwa 20 (Leitz Objektiv 1* Okular I), und zwar lag mir daran, zunächst die Wachstumsbeeinflußung bei plötzlicher Belichtung und dann den Beginn einer eindeutigen heliotropischen Krümmung festzustellen. Die Zahl der Versuche ist noch nicht groß, sie sind daher auch nicht genügend variiert worden. In den meisten wurde ein *Avena*-Keimling 1 Meter von der Auerlampe mit zwischengeschalteter rot-gelber Scheibe auf sein Wachstum „im Dunkeln" geprüft, darauf durch Entfernen des Lichtfilters eine Minute lang belichtet; dann wurde die Gelbscheibe wieder zwischengestellt, der Keimling um 90° gedreht und nun weiter beobachtet. Die Krümmungsebene war dann senkrecht zum Miskroskoptubus, der Keimling hob sich vom gelben Hintergrunde sehr gut ab, und da er genau in die Mitte der vertikal gestellten, kurz-

strichigen Skala eingestellt wurde, konnte der Krümmungsbeginn und bis dahin das Wachstum bestimmt werden. War eine erste Krümmung eingetreten, so wurde mit Hilfe der Schraube, die das Mikroskop um die senkrechte Achse dreht, die Spitze des Keimlings wieder auf die Mitte der Skala gebracht und nur solche Krümmungen als heliotropische angesprochen, die beständig in einer Richtung verliefen, bis ein Irrtum nicht mehr möglich war. Die gewöhnlich gewählte Belichtungszeit von 1 Minute in 100 cm Entfernung von der Lampe gewährleistete das sichere Einsetzen der heliotropischen Krümmung ohne etwa dazwischentretende Indifferenz.

Es ergab sich, wie aus den mitgeteilten Protokollen hervorgeht (Nr. 11 a—f), daß anstatt der mit bloßem Auge konstatierbaren Reaktionszeit von etwa 90 Minuten eine solche von wesentlich kürzerer Dauer, von 40 bis zu 25 Minuten herabgehend gefunden wurde. Kürzere konnten nicht beobachtet werden. Niemals begann die Krümmung sofort. Leider stimmen aber die Reaktionszeiten nicht unter sich überein. Die Versuche sind nur zur Orientierung angestellt worden, genügen aber immerhin, um zu zeigen, daß eine meßbare Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit durch so kurze Belichtung nicht stattfindet. Dies ist insofern bemerkenswert, als ja ein Teil der als Stimmungsveränderungen gedeuteten Erscheinungen möglicherweise als Wachstumsbeeinflussung hätte erklärt werden können. Meine Messungen geben dafür aber durchaus keinen Anhalt. Sie hätten nur dann so gedeutet werden können, wenn der Sprung von dunkel zu hell einen scharfen Knick der Wachstumskurve verursacht hätte. Das war aber selbt dann nicht der Fall, wenn ich das Licht der Auerlampe durch eine Schusterkugel konzentrierte oder das weit hellere der Sonne benutzte und außerdem längere Induktionszeiten wählte. Überall, wo sich ein Einfluß überhaupt geltend machte, erfolgte die Wirkung erst nach längerer Zeit und sehr allmählich, wie das auch Pfeffer betont (19, S. 109). Aus den gleichen Messungen geht ferner von neuem hervor, daß die durch die Strahlung bedingte Erwärmung nicht für die von mir beschriebenen Erscheinungen verantwortlich zu machen ist. (Vgl. oben, Methodik S. 417, und Fitting 4, S. 325 u. 326.)

Immerhin war noch eine andere Fehlerquelle zu berücksichtigen, die ebenfalls durch die Belichtung selbst gegeben war. Es konnte nämlich die durch das Licht verstärkte Transpiration in die Reaktion eingreifen. Obgleich die mikroskopischen Messungen schon bewiesen, daß unter den Versuchsbedingungen eine wesentliche Hemmung des Wachstums nicht eintrat, so war doch eine solche, wenn auch unmeßbare, nicht gänzlich zu vermeiden. Zum Teil mußte sie durch die Transpirationssteigerungen hevorgerufen werden, die dadurch bewirkt wurden, daß die Luft im Dunkelzimmer immer etwas weniger feucht war als unter den Dunkelstürzen, in denen die Keimlinge aufgezogen wurden. Groß war dieser Unterschied nicht, da die Luftfeuchtigkeit meist 60—65% betrug, und die unter den Stürzen 70—75%. Dazu mußte dann aber die Wirkung der Belichtung kommen,

die durch Erwärmung ebenfalls eine Transpirationssteigerung hervorrufen muß, und zwar auch bei gelbem Lichte. Plötzliche Erhöhung der Transpiration, allerdings erheblichere als in meinen Versuchen, sah aber Schütze (28) eine ganz bedeutende Wachstumshemmung herbeiführen. Diese indirekte Wirkung des Lichtes auf das Wachstum muß wenigstens theoretisch von der unmittelbaren unterschieden werden. Wie groß sie praktisch ist, läßt sich nicht voraussagen, da sie bisher nicht berücksichtigt worden ist. Ein eventuelles Hineinspielen dieser Erscheinungen war besonders deshalb zu beachten, weil nach Wiesner (32, S. 7) durch Herabsetzen des Turgors auch eine Beschleunigung der heliotropischen Krümmung bewirkt werden kann, die dieser Forscher mit der durch Vorbelichtung erzielten, die er als erster beobachtete, in inneren Zusammenhang bringt. Unter meinen Versuchsbedingungen war ein solcher Einfluß nicht zu bemerken, weiter aber habe ich die entsprechenden Experimente nicht ausgedehnt. Es bleibt da noch ein reiches Feld der Tätigkeit, wie überhaupt so manche Beobachtung Wiesners den Anstoß zu erneuter Untersuchung geben sollte, wenn auch seine Auffassung vom Wesen des Heliotropismus, aus der viele Experimente hervorgingen, heute verlassen ist.

Den deutlichsten Beweis für die Unwirksamkeit der eben in Betracht gezogenen Fehlerquellen sehe ich in Versuchen mit „verschiedenfarbigem" Lichte. Es gelang nämlich, Indifferenz durch längere Belichtung hinter Kupferoxydamoniak hervorzurufen[1]), nicht aber hinter Kaliumbichromat oder Methylorange. Eine längere Bestrahlung mit rotgelbem Lichte hatte gar keinen Einfluß auf die besprochenen Erscheinungen. Da aber die langwellige Hälfte des sichtbaren Spektrums einer Auerlampe stärker erwärmt und daher stärker auf die Transpiration wirkt, und da auch längere erhöhte Transpiration an vergleichsweise trockener Luft keinen Einfluß auf die hier in Betracht kommenden Erscheinungen hatte, so scheint mir diese Fehlerquelle nicht von Belang. Für das Verhalten etiolierter Pflanzen in starkem Lichte ist also weder die Erwärmung noch die Transpirationssteigerung verantwortlich zu machen. Daß die auf vermehrte Verdunstung hinwirkenden Faktoren, wie überhaupt ungünstige Bedingungen, keine sichtbare Störung verursachten, mag an der relativ großen Unempfindlichkeit der Avenakoleoptile liegen, die sie Verwundungen gegenüber nach Fitting und gegen Austrocknung nach eigens angestellten Versuchen zeigt. Auch die nicht sehr günstige Atmosphäre im Dunkelzimmer während der Wintermonate, die die Verwendung anderer Keimlinge beinahe unmöglich machte, störte die Versuche mit *Avena* nicht wesentlich.

An dieser Stelle möchte ich auch dem Einwande Fittings (4, S. 326) begegnen, daß etiolierte Pflanzen anomal seien und deshalb sich heliotropisch anders verhielten als solche, die vorher belichtet worden sind. Eine solche Annahme kann uns nicht der Aufgabe entheben, der Ursache dieser Ano-

[1]) Vgl. Protok. No. 12.

malität nachzuspüren und zu versuchen, ob sich nicht ergründen läßt, worin sich etiolierte Pflanzen von normalen unterscheiden. Darin lag gerade die Aufgabe, die ich mir gestellt hatte! Wenn Fitting aber mit dieser Bemerkung sagen will, daß sich vielleicht die heliotropische Stimmung etiolierter Keimlinge nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ von der belichteter unterscheidet, so ist diese Möglichkeit nicht völlig abzulehnen; Erscheinungen, die dafür sprechen, konnten aber auch nicht gefunden werden. Es herrscht vielmehr offenbar ein stetiger Übergang von den Keimlingen, die nie das Licht gesehen haben, zu denen, die unter normalen Bedingungen erzogen worden sind. Dies geht z. B. aus dem allmählichen Anwachsen der Präsentationszeit mit der Vorbelichtung hervor. Auch in der Verlängerung der Reaktionszeit und der vorübergehenden Indifferenz verhalten sich schwach vorbelichtete Pflanzen ganz wie die aus völliger Dunkelheit, nur daß durch Erhöhung der Stimmung die Erscheinungen weniger ausgeprägt werden, die beim Versetzen in intensive Beleuchtung beobachtet werden. So ließ es sich auch zeigen, daß Keimlinge, die einige Zeit unter Rotation schwach vorbelichtet worden waren, nachher, an helleres Licht gebracht, nicht schneller reagierten, wenn sie bis zum Beginn der Krümmung ruhig standen, als solche, die nach einer gewissen Zeit um 180° gedreht wurden. Auch wenn umgekehrt hochgestimmte Pflanzen aus diffusem Tageslicht in das stark gedämpfte der Auerlampe versetzt wurden, wurde die Reaktionszeit nicht verlängert, wenn während der ersten Zeit rotiert oder durch Drehen um 180° die Lichtrichtung gewechselt wurde, wie ich das auch schon in der vorigen Arbeit angegeben habe (22, S. 280). [Hierüber vgl. Protokoll No. 4 und 5.] Diese Erscheinung ist aber im Gegensatz zu der ersterwähnten offenbar so zu deuten, daß die im Verhältnis zur Stimmung sehr schwache Beleuchtung zunächst unter der Schwelle bleibt. (Vgl. 22, S. 284.)

Wir können demnach die als Stimmungsveränderungen bezeichneten Vorgänge in der Pflanze vorläufig mit keinen anderen in Verbindung bringen und müssen sie als Reaktionen eigener Art auf Belichtungswechsel betrachten. Die durch Belichtung in Pflanzen hervorgerufenen Veränderungen sind aber so mannigfaltig miteinander verknüpft, daß irgend welche Beziehungen, z. B. zu chemischen Vorgängen, ziemlich wahrscheinlich sind. Ich glaubte zunächst einen solchen Zusammenhang in der von Wolfgang Ostwald (17, S. 10) nachgewiesenen Beeinflussung der oxydatischen Reaktionen durch das Licht finden zu können. Dieser Autor stellte umfangreiche Versuche mit Körperextrakten und Säften solcher Tiere an, die als lichtreizbar bekannt sind, und fand, daß im allgemeinen sowohl im Tierkörper wie in vitro die Katalasewirkung durch Belichtung vermindert, die Peroxydasewirkung aber gesteigert wird. Diese spezifische Lichtwirkung bringt er in Beziehung zu den phototaktischen Reaktionen der betreffenden Tiere. Obgleich leider vergleichende Versuche mit nichtphototaktischen Organismen fehlen, erschien mir dieser Zusammenhang doch aus mehreren Gründen so wahrscheinlich, daß ich in einem Referate in der Botanischen Zeitung 1908

auf diese Arbeit hinwies und die triftig erscheinenden Belege hervorhob. Allerdings dachte ich mir den Zusammenhang etwas anders als der Verfasser, hielt mit meiner Meinung aber zurück bis zur Anstellung besonders darauf gerichteter Versuche. Ostwald stellt sich im Anschluß an Loeb vor, daß es spezifische „heliotropische Stoffe" gibt, die er in den oxydatischen Fermenten gefunden zu haben glaubt, und die bewirken, daß eine bestimmte Lichtreaktion ausgeführt wird. Diese Anschauung kann heute kaum mehr befriedigen, der Zusammenhang zwischen einer chemischen Veränderung und der einheitlichen Reaktion eines ganzen Organismus bliebe völlig unverständlich und ist doch das eigentlich zu erklärende. Vor allem aber gehört zur phototaktischen Reizung die einseitige Wirkung des Lichtes, die in Ostwalds Arbeit mit keinem Worte erwähnt wird. — Wie aber, wenn die durch das Licht in vorher im Dunkeln gewesenen Organismen bewirkten chemischen Veränderungen in irgend einer Beziehung zur Stimmungsveränderung ständen, die ja von der Lichtrichtung unabhängig ist, ihrerseits aber die Art der Reaktion beeinflußt? Das war die mir beim Lesen von Ostwalds Arbeit auftauchende Vermutung, die den im ganzen zustimmenden Charakter des Referates bewirkte. Leider hat sie sich nicht bestätigen lassen.

Die Ausführung der Versuche übernahm Herr Dr. J. Brunn, der die Resultate in einer besonderen Arbeit zu veröffentlichen gedenkt. Er erlaubte mir das hierher gehörige kurz voraus zu nehmen, wofür ich ihm zu besonderem Danke verpflichtet bin. Zunächst darf gesagt werden, daß sich Ostwalds Resultate für pflanzliche Extrakte im ganzen bestätigten. Zur Stütze meiner Vermutung hätte sich nun aber zeigen müssen, daß die Belichtungszeiten und Intensitäten mit denen, die Stimmungsveränderung bewirkten, einigermaßen übereinstimmten. Hauptsächlich aber hätten danach solche Pflanzenteile und tierische Stoffe, die mit Lichtreaktionsbewegungen nichts zu tun haben, eine entsprechende Beeinflussung der oxydatischen Reaktionen vermissen lassen müssen. Daß letzteres Postulat nicht erfüllt ist, ersahen wir schon bei der Durchsicht der Literatur aus einer Arbeit von E. Hertel (10, S. 37), der die von Ostwald studierten Lichtwirkungen schon vor ihm bei den Oxydasen der Milch beobachtete. Das gleiche Resultat ergab der Preßsaft von Kartoffeln, Meerrettich und Rüben, denen man keine Lichtreizbarkeit zusprechen kann. Es scheinen also allgemeine Eigenschaften der oxydatischen Fermente vorzuliegen, wie ja überhaupt die Mehrzahl der photochemischen Prozesse Oxydations- und Reduktionswirkungen vorstellt. Allerdings geht aus unseren Versuchen nicht hervor, ob diese photochemischen Prozesse nicht doch vielleicht unter Umständen mit Lichtreizbarkeit in Beziehung stehen, wofür freilich die Zeit- und Intensitätswerte der Belichtung keinen Anhalt geben, denn sie sind im Vergleich zu denen, die Stimmungsveränderung bewirken, viel zu hoch. So ist die ganze Hypothese in dieser Form ihrer Stützen beraubt, wenn es auch schwer fallen dürfte, einen zwingenden Gegenbeweis zu erbringen.

Allgemein sind die Stimmungsverhältnisse unter den weiten Begriff der Empfindlichkeit gebracht worden. Diese aber ist von vielen Dingen abhängig, die mit der Stimmung nichts zu tun haben, so daß eine sorgfältige Scheidung nötig wird. Daß die Stimmungserhöhung nicht als Ermüdung definiert werden sollte, ist wiederholt betont worden. Der Begriff der Ermüdung scheint mir so wenig klar, daß seine Einführung nicht glücklich wäre. Aber auch abgesehen davon, ist das, was man als verschiedene Empfindlichkeit des gleichen oder verschiedener Organismen bezeichnet hat, ein Gemenge der heterogensten Dinge. Man könnte z. B. einen Keimling von *Avena* auch durch Kälte, Verwundung oder Bedeckung seiner Spitze unempfindlicher gegen Licht machen. Keine dieser Prozeduren würde aber dasselbe bewirken wie eine Stimmungserhöhung durch Licht. Durch besondere Versuche habe ich mich davon überzeugt, daß in keinem Falle die Verzögerung der heliotropischen Reaktion gegen starkes Licht aufgehoben wird. Im Gegenteil wird durch alle diese Verminderungen der Empfindlichkeit die Reaktionszeit nur verlängert, ein Erfolg, der für die Ausschaltung der exquisit lichtempfindlichen Spitze durch lichtdichte Bedeckung oder Abschneiden nicht ohne weiteres vorauszusehen war[1]. Es wäre demnach falsch, zu sagen, daß z. B. die Spitze der *Avena*-Coleoptile der tiefstgestimmte Teil wäre. Die Abnahme der Empfindlichkeit nach der Basis zu muß in anderen Verhältnissen ihre Ursache haben.

Wir haben somit keinen Anhalt gefunden, der die Stimmungsveränderungen an andere Vorgänge anzuknüpfen erlaubte und müssen uns begnügen, sie mit Hilfe der bekannten Wirkungen zu definieren. Demnach ist die heliotropische Stimmung der mit der Beleuchtung wechselnde innere Zustand, von dem die Reizintensität irgend eines Lichtes, abgesehen von dessen Stärke, abhängt. Nur von der Art der Reaktion gegenüber einem bekannten Reize kann man auf die Stimmung des Objektes schließen, und nur durch diese kann sie definiert werden.

IX. Theoretisches.

Die Wirkungen kurz dauernder Reize lassen sich, wie das schon Charpentier (1) und kürzlich unabhängig von ihm Fröschel (6) getan haben, unter das Gesetz der Reizmenge bringen. Dieses besagt, daß der physiologische Effekt einzelner oder intermittierender Reize, die eine gewisse Dauer nicht überschreiten, sich aus dem Produkt aus Intensität i, Einwirkungsdauer t und, wo das in Betracht kommt, gereizter Fläche f ergibt.

$$e = i \cdot t \cdot f.$$

Die gereizte Fläche kann zwar allgemein bei Lichtreizung variiert werden; es ist das aber bisher nur für die Netzhaut und nicht für heliotropische

[1]) Ähnliche Versuche sind allerdings von Rothert (Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 1894, Bd. 7, S. 34) angestellt worden und haben zu demselben Resultat geführt. Sie sollten aber einem ganz anderen Zwecke dienen, auch war die Beleuchtung schwächer, so daß obiges Resultat daraus noch nicht zu ersehen war.

Pflanzen versucht worden, für die es experimentell einige Schwierigkeiten ergeben dürfte. Sehen wir davon ab, so ist das Gesetz: $e = i \cdot t$ für intermittierende Reize bei der Netzhaut bekannt als das Gesetz von Talbot. Seine Gültigkeit für Pflanzen haben Nathansohn und ich (14) nachgewiesen. Für die geotropische Reizung scheint es auch zu gelten. Ebenso das Reizmengengesetz für kurze Einzelreizungen (Fitting, Bot. Ztg. 1908, II, S. 328). Dieses ist zuerst von M. A. Bloch für die Netzhauterregungen gefunden, später von Charpentier eingehend experimentell bestätigt worden. Für den Heliotropismus haben es Fröschel und Blaauw gleichzeitig konstatiert.

Über die Art seines Zustandekommens bei intermittierenden Reizen ist inbezug auf die Netzhaut mancherlei geschrieben worden. Zur Theorie des Talbotschen Gesetzes für die Pflanze siehe Nathansohn und Pringsheim (14, S. 166). Ich entnehme dem nur soviel, wie zur Entwickelung des weiteren nötig ist. Wir haben es als wahrscheinlich dargestellt, daß mit dem Beginn einer Reizung, die die Pflanze aus ihrem Gleichgewichtszustand entfernt, auch das Bestreben erwacht, dieselbe in diesen Zustand zurückzubringen. Dieses Bestreben nannten wir mit Pfeffer Gegenreaktion. In ihrer Stärke ist sie von der Erregungshöhe abhängig zu denken. Jeder Intensität des physikalischen Reizes entspricht nun ein gewisses Ansteigen der primären Erregung, und zwar ist die in der Zeiteinheit erreichte Erregungshöhe eine Funktion der Stärke des Reizes. Ebenso ist der durch die Gegenreaktion in der Zeiteinheit bewirkte Abfall der Erregungshöhe abhängig von dieser letzteren als bewirkender Ursache. Aus diesen hypothetischen Voraussetzungen konnte eine Deutung der Vorgänge erreicht werden, die das quantitative Verhalten bei der Entstehung der Summation nach Talbot bewirken. Betrachten wir nun auf derselben Grundlage das Zustandekommen des Reizmengengesetzes bei Einzelreizungen.

Wir sehen, daß der Effekt einer Induktion mit bestimmter Lichtintensität bis zu einer gewissen Grenze mit der Einwirkungsdauer zunimmt. Nun ist die Erzielung eben merklicher Krümmung an eine bestimmte Größe des Produktes $i \cdot t$ gebunden. Die wahrscheinlichste Erklärung für diese Gesetzmäßigkeit ist die, daß unter den entsprechenden Verhältnissen der physiologische Effekt proportional jedem der beiden Einzelfaktoren zunimmt, denn es ist nicht anzunehmen, daß der eine gerade um soviel hinter dem proportionalen Anstieg zurückbleibt wie der andere ihn übertrifft. Wenn nun die Erregung bis zu einer gewissen Grenze proportional der Zeit anstiege, so müßte bei einem Einzelreize, z. B. von der Dauer der Präsentationszeit, die Gegenreaktion zunächst außer Betracht bleiben, und die Erregung geradlinig ansteigen, wie das Charpentier annimmt (1, S. 124), sodaß die Reizhöhe a, die vom Reiz mit der Intensität i nach der Zeit t erreicht wird, durch den Reiz 2 i schon nach $\frac{t}{2}$ erklommen wäre. Wollen wir uns ein Bild vom Zustandekommen des Reizmengengesetzes machen, so ist diese Vorstellung kaum zu vermeiden. Die Erregung kann aber nicht an-

dauernd geradlinig steigen, weil sonst ein Reiz von noch so geringer Intensität schließlich die maximale Reaktion hervorrufen müßte, was er erfahrungsgemäß nicht tut. Vielmehr wird eine definitive Erregungshöhe erreicht, die von der Stärke des Reizes abhängt und konstant bleibt, falls nicht die Reizintensität anwächst. (14, S. 171.) Nun könnte es scheinen, als wäre ein Ausweg aus dieser Schwierigkeit —, daß nämlich die Erregung nicht endlos ansteigt, und doch anfangs die Wirkung proportional der Zeit zunimmt — gefunden, wenn wir annähmen, daß die Gegenreaktion eine Latenzzeit besäße, daß sie also erst einsetzte, wenn die primäre Erregung einen Schwellenwert erreicht hätte, bis zu dessen Überschreitung eine gewisse Zeit verstriche. Dann könnte nämlich in dem Gebiete, wo diese Erregungshöhe noch nicht erreicht wäre, das Reizmengengesetz gelten, indem bis dahin die Erregung geradlinig anstiege. Gegen diese Annahme läßt sich aber einwenden, daß dann alle Reizwirkungen von geringer Intensität bis

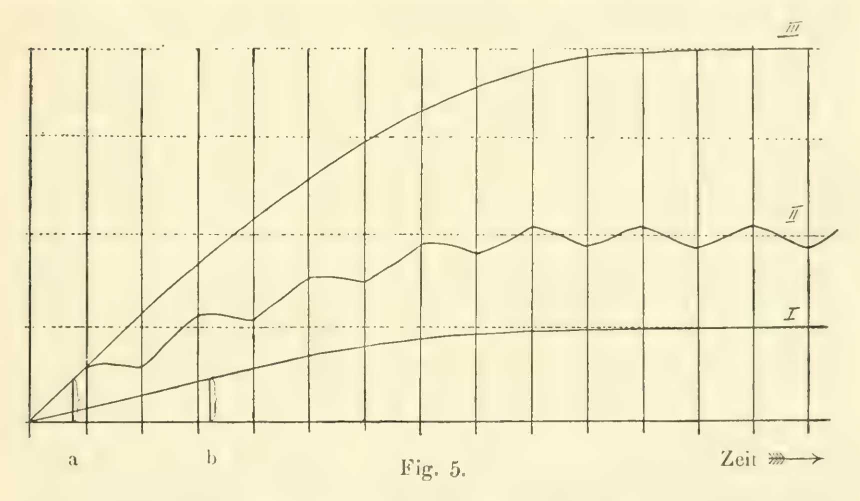


Fig. 5.

Die Fig. 5 soll schematisch darstellen, wie das Reizmengengesetz für kurze einmalige und intermittierende Reize zustande kommen könnte.

Kurve I bedeutet den Anstieg der heliotropischen Erregung bei irgend einer Beleuchtungsintensität und konstanten Stimmung unter Mitwirkung der Gegenreaktion, die das allmähliche Übergehen in horizontale Richtung bewirkt.

Kurve III bedeutet den Verlauf der Erregung bei der vierfachen Beleuchtungsintensität.

Man sieht den anfänglich fast geradlinigen Verlauf des Erregungsanstieges, der es ermöglicht, daß Kurve III nach einer gewissen Zeit bei a auf derselben Erregungshöhe ist wie I nach der vierfachen Zeit bei b.

Die Kurve II (als Sinuskurve zu denken) zeigt den Gang der primären Erregung bei langsam intermittierendem Lichte von derselben Intensität wie bei III und der Periode 1 : 1.

zu dieser Schwellengrenze unbeschränkt ansteigen müßten, sodaß also alle diese Reize mindestens diese Erregung, wenn auch vielleicht spät, hervorrufen könnten. Das läßt sich aber offenbar nicht mit den Beobachtungen

vereinen. Vielmehr entspricht jedem, auch dem schwächsten Reizanlasse, eine gewisse nicht überschreitbare und daher früher oder später konstant werdende Erregungshöhe, sodaß wir also nicht um die Forderung herumkommen, daß die Gegenreaktion sofort einsetzen müsse. Die Kurve, die die Erregung wirklich beschreibt, muß also von Anfang an von zwei Faktoren bedingt sein, einmal von der Reizintensität und der davon abhängenden, im ersten Zeitintervall eingeschlagenen Anstiegsrichtung, die beim Wegfall der Gegenreaktion gradliniges Fortschreiten in einem gewissen Winkel veranlaßte, zweitens von der Gegenreaktion, die nur von der augenblicklichen Erregungshöhe abhängig zu denken ist und daher mit steigender Erregung in steigendem Maße die Kurve herabzuziehen suchen wird. (Vgl. Kurve Fig. 5.) Dadurch kommt ein anfangs stärkeres, dann immer mehr von der Gegenreaktion vermindertes Ansteigen zustande, bis beide Bestrebungen sich das Gleichgewicht halten und die Kurve mit konstanter Erregungshöhe horizontal verläuft. Dieser Punkt wird um so niedriger liegen, je schwächer der Reizanlaß ist. Der erste Teil wird die Abweichung von der gerade ansteigenden Linie am wenigsten verraten, und auf diesem Gebiete bewegen wir uns offenbar dann, wenn Einzelreize proportional der Zeit anwachsen, was, wie Charpentier für die Netzhaut nachgewiesen hat, nur bei sehr kurzen Induktionen stimmt. Bei längeren bleibt die Erregung immer mehr hinter der zurück, die dem Werte $i \cdot t$ entsprechen würde. Letzteres ist bei Pflanzen bisher nicht nachgewiesen. Offenbar liegt die Präsentationszeit noch innerhalb dieses Gebietes. Die zeitliche Ausdehnung des geradlinigen Anstieges muß also mit Abnahme der Reizintensität wachsen und die Grenze dürfte eher mit einer gewissen Erregungshöhe, also mit einem gewissen Produkte $i \cdot t$ zusammenfallen als mit einem absoluten Zeitwerte.

Wenn diese Vorstellungen richtig sind, so ergibt sich nun auch, daß das Reizmengengesetz für Einzelreize theoretisch nur angenähert gültig zu denken ist, wie genau es auch experimentell stimmen mag. Gefordert wurde seine Gültigkeit schon von Nathansohn und mir auf Grund unserer Versuche über intermittierende Reize und der Befunde von Fitting (14, S. 189). Die damals vorliegenden experimentellen Daten genügten der Forderung nicht ganz. Daraus, daß mit dem Anwachsen der reizlosen Intervalle bei Fittings geotropischen Versuchen der Effekt schließlich unter das Maß sank, das durch die Summe der Einzelwirkungen gegeben ist, wurde aber geschlossen, daß bei kürzeren Intervallen nur die Abweichungen zu gering sind, als daß sie festgestellt werden könnten (14, S. 190). Das entspricht auch meinem heutigen Standpunkte.

Wir haben somit die Kurve der Erregung, die beim Einwirken eines konstanten Reizes auftritt, in zwei hypothetische Komponenten gespalten. Die Erregung würde mit einer von der Reizintensität abhängigen Geschwindigkeit geradlinig und endlos ansteigen, wenn nicht die Gegenreaktion ihr entgegenarbeitete, die bestrebt ist, den Organismus in das Gleichgewicht mit der Erregung 0, die beim Ausbleiben jedes Reizes vorliegt, zurückzuführen.

Dadurch weicht der Verlauf der wirklich zustandekommenden Erregung immer stärker vom gradlinigen Anstiege ab, und geht schließlich in die Horizontale über, bei der er konstant bleibt, da nun primäre Erregung und Gegenreaktion sich das Gleichgewicht halten. Hört die Reizung auf, so fällt die Erregung durch die Wirkung der Gegenreaktion, und zwar mit abnehmender Geschwindigkeit, da mit der Annäherung an das Gleichgewicht das sie bedingende Bestreben immer schwächer wird.

Das sind die Vorstellungen, die wir uns von den Vorgängen bei konstanten Verhältnissen machen können. Beim Phototropismus und der Phototaxis kommt nun aber noch ein komplizierender Faktor hinzu, das ist die Stimmungsveränderung, die immer dann vor sich gehen wird, wenn ein Beleuchtungswechsel erfolgt, also vor allem dann, wenn ein Dunkelkeimling ans Licht gebracht wird. Das Steigen der Stimmung ruft, wie wir gesehen haben, eine Verminderung der Empfindlichkeit hervor, die sich z. B. in der Verlängerung der Präsentationszeiten ausdrückt. Je niedriger die Stimmung, desto eher wird die Erregungshöhe erreicht, die eine nach außen sichtbare Reaktion hervorruft, desto steiler wird also der Erregungsanstieg sein. Aus den Untersuchungen von Oltmanns (16, S. 11, 15, 16) sieht man aber auch, daß überhaupt alle Reizwirkungen mit Erhöhung der Stimmung an Intensität abnehmen; so mußte z. B. zur Erzielung der Indifferenz bei am Lichte gewachsenen Keimlingen eine höhere Beleuchtungsintensität angewendet werden, als bei niedrig gestimmten; negative Krümmung wurde bei den angewendeten Lichtintensitäten überhaupt nur bei etiolierten Keimlingen erreicht. Entsprechend ist das Verhalten bei phototaktischen Organismen, und auch bei der Netzhaut entspricht der Dunkeladaptation die niedrigste Schwelle.

Wir können aus all' dem ersehen, daß die Erregung durch irgend einen Reiz um so intensiver sein wird, je niedriger die Stimmung ist. Eine gewisse Erregungshöhe ist aber Bedingung, nicht nur für die Überschreitung der heliotropischen Reizschwelle, sondern auch für das Zustandekommen einer negativen Reaktion oder der Indifferenz. Ich sehe also jetzt die Bedingung für die Umschaltung zu negativer Reaktion, oder, mit einem glücklicheren Ausdrucke, den Wo. Ostwald geschaffen hat, für die Sinnesumkehr der heliotropischen Reaktion einfach in der hohen Erregung, d. h. in der Intensität, mit der die auf die Perzeption folgenden Vorgänge in der Reizkette sich geltend machen. Die Ausdrucksweise, wie ich sie in meiner vorigen Arbeit [z. B. Zusammenfassung Nr. 10] gebrauchte, mußte ich verlassen, da sie die Sache nicht trifft. Wenn nach meiner jetzigen Auffassung die Höhe der tropistischen Erregung für die Induktion des negativen Krümmungsbestrebens maßgebend ist, so wird eine einseitige Belichtung während der ganzen Zeit (der Präsentationszeit für die negative Krümmung) nötig sein, um sie hervorzurufen. Früher hielt ich es auch für möglich, daß dieser Zustand des negativen Krümmungsbestrebens nur durch die Stimmung

der Pflanze bedingt und durch jede Belichtung hervorgerufen würde. Für diese Annahme scheint allerdings der Befund von Loeb (12, S. 576, vgl. diese Arbeit S. 426) zu sprechen. Eine wirkliche Entscheidung wäre durch neue Versuche, wo möglich mit intensiverer Beleuchtung, zu erbringen.

Eine so hohe Erregung, wie sie für negative Reaktion nötig ist, wird jedenfalls bei den im Dunkeln gezogenen Pflanzen schon bei einer Lichtintensität erreicht werden, bei der eine hochgestimmte noch positiv reagiert. Das geht aus Oltmanns Beobachtungen klar hervor. Sehen wir nun zu, in welcher Weise die Veränderung der Stimmung auf den Erregungsverlauf eines Organismus wirken wird, der, aus dem Dunkeln kommend, plötzlich einseitiger starker Belichtung ausgesetzt wird. Der im vorigen Abschnitte skizzierte Erregungsverlauf ist für konstante Stimmung gedacht. Ich durfte zunächst von diesen Veränderungen ganz absehen, weil es sich um Belichtungen von nur Präsentationszeitdauer handelte, wo entweder die Zeit zu kurz oder die Lichtintensität zu schwach war, als daß die Stimmungsveränderung merklich hineingespielt hätten. Jetzt aber wollen wir zu längeren Induktionen und größeren Reizintensitäten übergehen und versuchen, uns ein Bild davon zu machen, wie in meinen Experimenten Indifferenz und negative Reaktion zustande kommen konnten. Wir wollen uns dabei gegenwärtig halten, daß nach meiner Anschauung eine gewisse Erregungshöhe positive Reaktion bedingt, daß bei einer gewissen größeren — Umschaltung oder Sinnesumkehr stattfinden wird, und daß zwischen beiden ein Gebiet liegen muß, in dem beide einander entgegenwirkend Indifferenz vortäuschen. Dann ist es klar, daß im Beginn der einseitigen Belichtung, auch wenn diese noch so intensiv ist, die Erregung so niedrig sein wird, daß anfangs gar keine, nach längerem Ansteigen positive Reaktion induziert wird. Wird an der Grenze zwischen beiden die Belichtung unterbrochen und es ergibt sich positive Krümmung, so sind wir an der Zeitschwelle, die man Präsentationszeit nennt. Es steigt aber die Erregung weiter an und erreicht schließlich eine solche Intensität, daß die auf negative Reaktion hinzielenden Prozesse ausgelöst werden, durch deren Entgegenwirken zunächst ein Gleichgewicht zwischen positiven und negativen Krümmungsbestrebungen, d. h. Indifferenz, entsteht, die wiederum durch Unterbrechen der Belichtung nachgewiesen werden kann[1]. Eine etwas längere Reizung bewirkt dann Überwiegen der negativen Reaktion.

Nun haben wir aber gesehen, daß mit Beginn der Belichtung auch die Stimmung anfängt zu steigen. Zuerst macht sich das noch nicht so sehr bemerkbar, aber später bewirkt sie ein stärkeres Herabdrücken der Erregung, da diese außer von der Intensität des Reizanlasses auch von der Stimmung,

[1]) Die von Fitting in seinem Referate (4, S. 326) vermuteten Widerstände, die sich bei Versetzung etiolierter Keimlinge in starke Beleuchtung anfangs dem Ablaufe der Reaktion entgegenstellen, sehe ich demnach in den einsetzenden, auf negative Reaktion hinwirkenden Prozessen. Sie werden durch Vorbelichtung beseitigt, weil dann keine so hohe primäre Erregung mehr erreicht wird.

d. h. dem Zustande der hypothetischen Perzeptionsstrukturen abhängig ist. Es wird also nach einiger Zeit derselbe Reiz, der im Beginne, bei niedriger Stimmung, eine starke Erregung bewirkt hat, an Wirkung verlieren, die Erregung wird sinken und kann sekundär unter das für negative Reaktion nötige Maß heruntergehen (Fig. 6). Wir sehen daher auch in Oltmanns Versuchen, daß Keimlinge, die erst negativ reagiert haben, später gerade

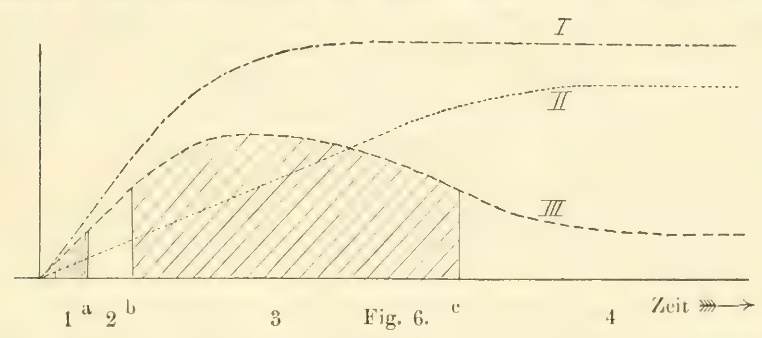


Fig. 6.

Die Figur 6 soll schematisch darstellen, wie die durch die Kurve I ausgedrückte Erregung, die mit der Dauer der Belichtung steigt, um dann durch das Mitwirken der Gegenreaktion allmählich konstant zu werden, durch die langsamer ansteigende Stimmung (Kurve II) nachträglich wieder sinkt (Kurve III). Der Zwischenraum zwischen I und II entspricht ungefähr dem zwischen der Ordinatenachse und III. Das wurde nur der Einfachheit und Anschaulichkeit wegen so dargestellt, da ja die Masse von I und II willkürlich und nicht vergleichbar sind. — Es entspricht somit auch der Zwischenraum zwischen I und III dem zwischen II und der Ordinatenachse, wodurch die Depression der Erregung (I) auf die Gestalt von III klar wird.

Man sieht nun an III, wie bei a die Erregung ausreicht, um sichtbare Krümmung zu veranlassen (Präsentationszeit). Bei b wird die Erregung so groß, daß negative Bestrebungen von genügender Intensität ausgelöst werden, um ein Ausbleiben der Krümmung zu bewirken. Bei c ist dann durch das Ansteigen der Stimmung die Reizstärke des betreffenden Lichtes so weit gesunken, daß wieder positive Krümmung auftritt.

Die Zahlen 1—4 entsprechen denen der Fig. 3, mit der Fig. 5 zu vergleichen ist. Jene drückt das äußere Geschehen bei verschiedenen Induktionszeiten und Lichtintensitäten aus, diese das Zustandekommen desselben durch das Zusammenwirken der hypothetischen Komponenten des inneren Geschehens.

werden und sogar positiv reagieren, wenn die Stimmung genügend gestiegen ist (16, S. 17). Ein solches Verhalten fordert Fitting nach der in meiner vorigen Arbeit entwickelten Vorstellung. In der Arbeit von Oltmanns kann man sehen, daß es verwirklicht ist.

Denken wir uns eine geringere Lichtstärke wirksam, so wird die negative Krümmung an Intensität abnehmen, und an der Grenze von positiver und negativer Reaktion werden die Keimlinge indifferent scheinen. Aber auch zeitlich wird die, nachträglich in positive übergehende negative Reaktion mit der Abnahme der Lichtintensität an Gebiet verlieren, bis nur erstere erscheint. Es wird deshalb verständlich, daß sie bei dauernder Belichtung durch die Auer- und Nernstlampe von der intensiveren positiven Reaktion

verdeckt wird, sowie auch die anfänglich induzierte positive Reaktion von der stärkeren negativen verhindert werden kann in die Erscheinung zu treten. Wird aber die Belichtung rechtzeitig unterbrochen, so daß die Stimmung verhindert wird, weiter anzusteigen und keine positive Reaktion mehr induziert wird, so kann die negative Reaktion oder doch Indifferenz sich nach außen bemerkbar machen und ein entsprechendes Verhalten der ins Dunkle gestellten Keimlinge bewirken. Wir würden demnach hinter den Erscheinungen, die wir bei Unterbrechung der Reizung nachträglich auftreten sehen, dieselben Ursachen vermuten dürfen, die bei dauernder Reizung nur dann einen entsprechenden äußeren Effekt haben, wenn sie wesentlich intensiver einwirken, weil jeder folgende Impuls das Bestreben hat, den vorhergehenden auszulöschen.

Daß eine Erregung in ihrem Verlaufe noch durch nachträgliche Reizung beeinflußt werden kann, habe ich schon auf S. 444 hervorgehoben. Es darf daraus geschlossen werden, daß der Verlauf der Reizkette nicht einseitig fortschreitend von der Perzeption zur Reaktion zu denken ist, sodaß also ein einmal induziertes Krümmungsbestreben, ohne später verändert werden zu können, bis zur Reaktion durchliefe, sondern daß in der lebenden Pflanze ein verwickeltes Netz von Vorgängen, die mannigfach verknüpft sein können, entsteht, ein Hin- und Wiederwirken von physikalischen und chemischen Vorgängen, die, selbst wenn sie da oder dort gepackt werden, noch lange kein Bild von dem eigentlich wichtigen Lebensvorgange geben können. Man kann sich vorstellen, daß allerlei Seitenprozesse, die keine unwesentlichen Nebenreaktionen zu sein brauchen, ausgelöst werden und daß so der ganze Organismus an der Erregung teilnimmt, bis allmählich die Gegenreaktionen das Gleichgewicht wieder herstellen. Inzwischen können aber diese Seitenprozesse den inneren Zustand des ganzen verändern und so das schließlich nach außen sichtbare Geschehen beeinflussen. Des Näheren können alle diese Vorgänge noch nicht dargelegt werden, meine Untersuchungen haben aber wohl gezeigt, daß man sich alles immer noch zu einfach vorgestellt hat. Man kommt mit den alten, an sich vielleicht anschaulicheren Vorstellungen nicht mehr aus.

Ein ähnlicher Gang des Stimmungs- und Erregungsverlaufes wäre nun auch für phototaktische Organismen und chemotropische Pflanzenteile anzunehmen. Da oben (S. 433 ff.) die Ähnlichkeit des äußeren Verhaltens dargelegt wurde, verzichte ich darauf, alle diese Erscheinungen speziell auf die entwickelten theoretischen Anschauungen zurückzuführen. Nur die von Groom und Loeb (7) beschriebene „paradoxe“ Gleichheit im Benehmen solcher Balanuslarven, die aus dem Dunkeln und solcher, die aus intensiver Beleuchtung kamen, wenn sie in diffuses Tageslicht versetzt werden, soll noch theoretisch besprochen werden. Beide Gruppen reagierten nämlich erst positiv, dann negativ phototaktisch. Die aus dem Hellen kommenden waren sehr hoch gestimmt; die mittlere Lichtintensität, die dann auf sie einwirkte, hatte also nicht die Kraft, eine Erregung von der Stärke zu bewirken, daß

negative Reaktion entstanden wäre. Später, nachdem die Stimmung gesunken war, reagierten sie dann negativ wie immer bei dauernder Belichtung von einer gewissen Stärke. Bei den Tieren, die im Finstern gewesen waren, hatten Stimmung und Erregung einen sehr tiefen Stand. Bevor letztere zur vollen Höhe angestiegen war, trat positive Reaktion ein, die später, nach weiterem Anstieg, in negative umschlug. Bei diesen Organismen stieg also die Stimmung in diffusem Tageslichte nie so hoch, daß dauernde positive Reaktion eingetreten wäre. Man könnte das vielleicht so ausdrücken, daß ihre „Eigenstimmung" niedrig war, womit gesagt sein soll, daß die, die Variationsbreite der Stimmung bedingenden Faktoren eine Beschränkung nach oben verursachten. Diese Eigenstimmung oder der Stimmungsumfang kann dann seinerseits wieder durch andere Einflüsse, wie Temperatur, chemische Agentien, Alter usw. verschoben werden, worüber in den Arbeiten von Strasburger, Oltmanns, Wiesner und Loeb mancherlei zu finden ist.

Es müssen diese letzten Erwägungen auch zur Vorsicht mahnen, nicht zu sehr zu verallgemeinern, da man nie weiß, wo die spezifischen Grenzen liegen. So brauchen z. B. nicht bei jeder Lichtintensität die vorbelichteten Keimlinge mit maximaler Geschwindigkeit positiv zu reagieren, und es braucht nicht auf jede negative später eine positive heliotropische Krümmung zu folgen. Es brauchen überhaupt nicht in allen heliotropischen Pflanzenteilen beide Reaktionsmöglichkeiten, die positive und negative, vorzuliegen. Es gelang z. B. bisher nicht, negativ heliotropische *Sinapis*wurzel durch schwaches Licht positiv zu machen. Überhaupt bleibt noch ein weites Feld für die extensive Forschung übrig, zu der Wiesner den ersten Grund gelegt hat. Hier konnte nur ein Schema gegeben werden.

Um noch einmal zusammenzufassen, so glaube ich bei dem verhältnismäßig schwachen Lichte von Nernst- und Auerlampe den ersten Anfang derselben Erscheinungen beobachtet zu haben, die bisher nur für das weit stärkere der Bogenlampe oder das konzentrierte Licht der Sonne bekannt waren. Was dort bei dauernder Belichtung leicht in die Augen fiel, mußte hier allerdings erst durch rechtzeitige Unterbrechung der Reizung vor der Verwischung durch intensivere Reize bewahrt werden. So gewinnt auch die Verzögerung der Reaktion niedrig gestimmter Keimlinge bei starkem Lichte, als deren Ursache ich schon früher eine vorübergehende Indifferenz angesprochen hatte, an Klarheit. Es ist jetzt kaum mehr zu bezweifeln, daß diese Indifferenz mit der lange bekannten bei intensiverem Lichte identisch ist. Für diese Anschauung spricht: 1. die Möglichkeit des Auftretens negativer Reaktionen, 2. der spätere Übergang ins positive, 3. die Bewirkung durch ein Licht von größerer Intensität als desjenigen, das rein positive Reaktion hervorruft. Dadurch, daß ich meine Keimlinge durch rechtzeitige Versetzung ins Dunkle vor einer zu großen Stimmungserhöhung bewahrte, konnte das relativ schwache Licht nach außen hin eine Wirkung ausüben, die bei dauernder Belichtung und dadurch weiter ansteigender Stimmung nur durch weit intensiveres ausgeübt wird.

Nun wird es auch verständlich, warum die bei Licht von einer gewissen Stärke an (Optimum Wiesners) auftretende Verzögerung der Reaktion im Dunkeln gewachsener Keimlinge durch Vorbelichtung vermieden werden kann. Es wird dann das negative Krümmungsbestreben, das im Widerstreit mit dem positiven vorübergehende „Indifferenz" erzeugt, bei der höheren Stimmung gar nicht erst induziert, weil die Erregung nicht die entsprechende Höhe erreichen kann. Daher können sogleich die auf positive Reaktion hinzielenden Prozesse ohne Hemmung ihren Lauf nehmen. Andererseits wird bei zu hoher Stimmung durch Erhöhung aller Schwellenwerte und dadurch bedingte Herabsetzung der Erregungsgröße auch wieder eine Verzögerung der Reaktion eintreten. Es muß demnach für jede Reizintensität ein Optimum der Stimmung geben, das ich bei meinen Objekten mit jener übereinstimmend fand, die durch längere Einwirkung desselben Lichtes entsteht. Ob diesem Zusammentreffen eine innere Bedeutung zukommt, wage ich nicht zu entscheiden. Ich neige aber auch heute der Anschauung zu, daß der heliotropische Stimmungswechsel auf eine Anpassung der Reizstrukturen an die herrschenden Lichtverhältnisse hinzielt, also eine Adaptation darstellt, ähnlich wie sie für die Retina bekannt ist. Offenbar liegt es im Wesen des Lichtsinnes begründet, daß die zu seiner Betätigung dienende Reizbarkeit nicht ohne weiteres befähigt ist, innerhalb einer so weiten Intensitätsskala befriedigend zu wirken, wie sie in der Natur vorliegt, sondern daß sie je nach dem Bedürfnis eingestellt werden muß, um volle Leistungsfähigkeit zu erwerben. Es schwanken ja auch die Lichtdifferenzen, die vom Organismus wegen ihrer Wichtigkeit für sein Bestehen unterschieden werden müssen, innerhalb so weiter Grenzen, wie es kaum bei einem anderen Reizanlaß der Fall ist. Jedenfalls ist es verständlich, daß der Schweresinn, der nur mit der praktisch überall auf der Erde gleichförmigen Kraft g zu rechnen hat, keine derartige Einstellbarkeit aufweist, daß also geotropische Stimmungsveränderungen durch adäquate Reize nicht bekannt sind. Ein negativ geotropisches Organ krümmt sich bei Zentrifugalversuchen immer nach innen, sobald die Reizschwelle überschritten ist; eine positive Reaktion auf schwache Reize kommt dort nicht vor, ebensowenig eine negative bei starker Reizung positiv reagierender Pflanzenteile.

Dagegen liegen die Dinge, wie es scheint, auf dem Gebiete der chemischen Reizbarkeit ganz ähnlich wie bei der Lichtreizbarkeit. Auch die chemischen Reize bieten eine für den Organismus wichtige, feine quantitative Abstufung. Auch dort finden wir bei schwacher Erregung positive, bei starker negative Reaktion, auch dort ist die Stärke der Erregung außer von der Intensität des Reizanlasses von dem inneren Zustande des Organismus stark abhängig.

Nach meiner Auffassung ist der Lichtstimmungswechsel sowohl bei der heliotropischen Pflanze wie bei der Netzhaut ein Vorgang eigener Art, hervorgerufen durch Beleuchtungswechsel und hinzielend auf eine Anpassung der Reizstrukturen (des hypothetischen Perzeptionsorganes) an die Beleuchtungsverhältnisse. Das, worauf es an dieser Stelle ankommt, formuliert Hering

für die Netzhaut (9, S. 73) folgendermaßen: „Die verschiedenen Grade der allgemeinen Beleuchtung erfordern also verschiedene Anpassungszustände des Auges, und umgekehrt entspricht jedem Anpassungszustande eine besondere, für diesen Anpassungszustand optimale Beleuchtungsstärke, wenn das Auge das unter den gegebenen Verhältnissen mögliche Maximum der Deutlichkeit des Sehens erreichen soll —.“ Derselbe Forscher hat schon früh die Auffassung der Stimmungserhöhung der Netzhaut beim Wechsel von dunkel zu hell als Anpassung betont, und gezeigt, daß die Adaptation nicht als Ermüdung aufgefaßt werden kann. Für die Pflanze ist allerdings ein solcher Satz immer noch mehr Programm als erwiesene Tatsache. Immerhin denke ich, daß alle Analogien, auch die in dieser Arbeit neu hinzugekommenen, für ein ungefähr gleiches Verhalten sprechen. Die Übereinstimmungen zwischen den Stimmungsveränderungen der heliotropischen Pflanze und der Adaptation der Netzhaut bestehen hauptsächlich in folgendem:

1. Beide folgen der Veränderung der Lichtstärke nach oben und unten, nach oben aber schneller.

2. Die vollendete Stimmungsanpassung bewirkt die kürzeste Reaktionszeit, d. h. sie ermöglicht die höchste, rein positive Reaktion hervorrufende Erregung. Die Adaptation ermöglicht die Ausnutzung großer Helligkeiten durch größtmögliche Sehschärfe.

3. Die Lichtanpassung bedingt in beiden Fällen ein Steigen der zur Erzielung eines bestimmten physiologischen Effektes nötigen Beleuchtungsmenge, also z. B. an der Reizschwelle eine Verlängerung der Belichtungszeit oder eine Verstärkung der Beleuchtung.

4. Je länger eine bestimmte Lichtintensität gewirkt hat, desto länger bleibt die ihr entsprechende Stimmung erhalten, resp. desto langsamer geht nachher ein neuer Wechsel vor sich.

Ob die von mir entwickelten Anschauungen und hypothetischen Folgerungen sich mit späteren Befunden werden vereinigen lassen, läßt sich heute nicht sagen, ist auch von keiner großen Bedeutung. Einen eigentlichen Wert aber würden die theoretischen Erörterungen gewinnen, wenn sie zur Entdeckung neuer Zusammenhänge führen würden, auch wenn sie, wie das z. B. schon in dieser Untersuchung der Fall war, dabei modifiziert werden müßten. Da aber die Verhältnisse offenbar äußerst verwickelt sind, ist die Beschaffung neuen Tatsachenmaterials die Hauptsache.

X. Zusammenfassung.

1. Die heliotropische Reizintensität nimmt mit der Beleuchtungsstärke dauernd zu.

a) Das sogenannte Optimum (Wiesner) zeigt sich bei der Reaktionszeit nur dann, wenn die benutzten Keimlinge auf wesentlich niedrigere Lichtintensität gestimmt sind als sie der heliotropisch wirksamen Belichtung entspricht.

b) Eine Abnahme der Krümmungswinkel bei intensiverem Licht sieht man nur dann, wenn niedrig gestimmten Pflanzen nicht genug Zeit zur Vollendung der Reaktion gelassen wird. Schließlich erreichen sie dieselbe maximale Krümmung wie die bei „optimaler“ Belichtung.

c) Das gleiche geht aus der stetigen Abnahme der Präsentationszeiten mit der Steigerung der Lichtintensität hervor.

2. Die Zunahme der Reaktionszeiten etiolierter Pflanzen mit der Steigerung der Beleuchtungsstärke über ein gewisses Maß hat ihre Ursache darin, daß unter diesen Umständen (niedrige Stimmung, intensives Licht) schon negativ heliotropische Tendenzen ausgelöst werden, die im Kampf mit den positiven eine vorübergehende Indifferenz vortäuschen. Die eigentliche positive Reaktion beginnt erst, wenn die Stimmung bis zu einer gewissen Höhe gestiegen ist.

3. Die Aktivierung der negativen Tendenzen, (die bei sehr starkem Lichte wirkliche negative Krümmungen bewirken), ist an eine gewisse Erregungshöhe gebunden, die erst mit der Zeit erreicht wird. Wird die Belichtung vorher unterbrochen, so tritt positive Krümmung ein. Nach einer gewissen längeren Induktion aber halten sich positive und negative Tendenzen gerade die Wage, sodaß äußerlich keine Reaktion sichtbar wird, die Pflanzen scheinen indifferent. Wird eine genügende Lichtmenge in so kurzer Zeit appliziert, daß die Umstimmung noch nicht mitwirkt, so treten negative Reaktionen auf.

4. Die in der Zeiteinheit erreichte Erregungshöhe ist eine Funktion der Beleuchtungsintensität und der Stimmung. Bei einer gewissen minimalen Erregungshöhe tritt äußerlich sichtbare Krümmung auf. Das dazu erforderliche Lichtquantum (Induktionszeit $\times$ Beleuchtungsintensität) wächst mit der Stimmung, daher also bei konstanter Lichtstärke die Präsentationszeit bei Dunkelkeimlingen am kürzesten ist und durch Vorbelichtung wächst.

5. Nimmt man umgekehrt die Länge der Präsentationszeit bei einer bestimmten Beleuchtungsintensität als Maß der Stimmung, so ergibt sich, daß diese mit der Dauer der Belichtung erst langsam, dann schnell und dann wieder langsam steigt, und [bei den geprüften Lichtintensitäten] bald konstant wird.

6. Läßt man auf eine Induktion, die nachträglich im Dunkeln positive Reaktion hervorrufen würde, eine allseitige gleich intensive Belichtung unter Rotation folgen, so wird bei kurzen Induktionszeiten das Krümmungsbestreben durch verhältnismäßig kurze Rotation (in meinen Versuchen etwa gleich lang wie die Induktion) völlig ausgelöscht. Soll bei nachträglicher dauernder allseitiger Reizung Reaktion auftreten, so muß sehr lange (bei mir 25 Minuten) induziert werden.

7. Bei mikroskopischer Beobachtung der heliotropischen Krümmung konnte nie ein sofortiger Beginn beobachtet werden, die kürzeste Reaktionszeit war 20 Minuten. Eine meßbare Hemmung des Wachstums durch Belichtung und Transpirationssteigerung, die etwa die sogenannte Indifferenz hätte hervorrufen können, ließ sich nicht nachweisen.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, im April 1909.

Protokolle.

Die wiedergegebenen Versuchsprotokolle sind nur herausgegriffen. Die meisten Resultate wurden viel häufiger beobachtet, als es nach ihnen scheinen könnte. Nur die mikrometrischen Messungen, soweit sie mit künstlichem Licht und Beobachtung des Krümmungsbeginnes angestellt wurden, sind sämtlich wiedergegeben. Über die Hemmung des Wachstums durch Belichtung wurden mehr Versuche angestellt, die aber nichts neues ergaben. Die Experimente, die die Erhöhung der Präsentationszeit durch Belichtung vor der Nernstlampe erwiesen, sind ganz weggelassen. Ihre Ergebnisse findet man in Tab. 5 S. 439.

Erklärung der Zeichen (vgl. S. 428).

+ = deutliche positive Krümmung
++ = starke „ „
× = Krümmung geht zurück
∾ = keine Reaktion
— = negative Reaktion
? = die betreffende Krümmung noch schwach.

Vorübergehende Indifferenz von Dunkelkeimlingen bei hellem Licht.

1. *Panicum miliaceum,* Dunkelkeimlinge von 2,5—3 cm.

15° C. 65% Luftfeuchtigkeit.

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung, wobei die Präsentationszeit 8 Sekunden beträgt

a) zwei Töpfe nach 35 Min.,
b) „ „ „ 45 „ um 180° gedreht,
c) „ „ stehen still.

Die Belichtung beginnt 10^h 35′. Erster Beginn der Krümmung nach zwei Stunden.

12^h 45′	a)	2 + ? 12 ∾
nach 130′	b)	12 ∾
	c)	4 + ? 9 ∾
12^h 55′	a)	1 + 5 + ? 8 ∾
nach 140′	b)	12 ∾
	c)	6 + 6 + ? ?
1^h 20′	a)	1 + 7 + ? 6 ∾
nach 165′	b)	4 + ? 8 ∾
	c)	8 + 5 + ?

Die Indifferenz dauerte also offenbar eine kürzere Zeit als 35 Minuten, da die stillstehenden früher reagierten. Immerhin sieht man auch schon an diesem Versuche, daß die Reaktion durch den Richtungswechsel in der

Belichtung nicht um die volle Zeit bis zu dieser Prozedur verlängert wurde, d. h. daß die Reaktionszeit der in anderer Richtung vorbelichteten Keimlinge wesentlich verkürzt ist. In dem folgenden Versuche wurde das Umdrehen früher vorgenommen.

2. *Panicum miliaceum,* Dunkelkeimlinge, Hypocotyl 2—2,5 cm, etwa dreimal so lang als die Coleoptile.

15° C, 65% Luftfeuchtigkeit.

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

a) zwei Töpfe werden nach 25 Min.,
b) „ „ „ 30 „ um 180° gedreht,
c) „ „ stehen still.

Belichtung beginnt 11^h 5′, nach 2 Stunden die ersten Krümmungen.

1^h 5′	a)	6 + ??	10 ∞		
nach 120′	b)	4 + ??	10 ∞		
	c)	4 + ??	11 ∞		
1^h 15′	a)	3 +	6 + ?	7 + ??	
nach 130′	b)	4 +	5 + ?	4 + ??	1 ∞
	c)	3 +	9 + ?	3 + ??	
1^h 25′	a)	9 +	7 + ?		
nach 140′	b)	8 +	5 + ?	1 + ??	
	c)	10 +	5 + ?		

Alle reagieren gleichzeitig. Man sieht, daß die heliotropische Belichtungszeit unter diesen Umständen etwa 30 Minuten beträgt. Nach einer halben Stunde werden also die auf die Reaktion hinzielenden Prozesse so merklich, daß eine wenig später vorgenommene Änderung der Beleuchtungsrichtung verzögernd auf die Reaktion wirkt.

3. *Brassica Napus,* Dunkelkeimlinge von 3—4 cm.

16° C, 65% Luftfeuchtigkeit.

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

a) drei Töpfe nach 25 Min. um 180° gedreht,
b) „ „ stehen still.

Belichtung beginnt 5^h 10′, nach 2 Stunden erster, noch undeutlicher Beginn.

7^h 20′	a)	4 +	10 ∞
nach 130′	b)	2 +	16 ∞
7^h 30′	a)	6 +	8 ∞
nach 140′	b)	5 +	13 ∞
7^h 40′	a)	9 +	5 ∞
nach 150′	b)	10 +	8 ∞
7^h 50′	a)	13 +	1 ?
nach 160′	b)	17 +	2 ?

Auch hier also keine Verzögerung durch die Richtungsänderung der Belichtung. Das Material eignet sich aber für solche Versuche weniger als die Gramineenkeimlinge. Die Grenze der heliotropischen Zeit wurde daher nicht festgestellt. Mit *Lepidium sativum* wurden entsprechende Versuche mit gleichem Erfolge ausgeführt.

Indifferenz schwach vorbelichteter Keimlinge.

4. *Avena sativa.* 8. XII, 16° C, 55 % Luftfeuchtigkeit.

Vorbelichtung unter Rotation von $1^h\ 15'$ bis $5^h\ 15'$ in 1 m Entfernung von der Auerlampe, vorgeschaltet Dämpfungsscheibe II und IV und ein Blatt Fließpapier. Diese, sehr schwache Beleuchtung hat nach den 4 Stunden eine deutliche Reaktion bei einem stillstehenden Topf bewirkt, die nach dem Fortnehmen der Lichtdämpfung bald zunimmt.

Trotz dieser Vorbelichtung zeigen die Pflanzen nachher bei 100 cm ohne Dämpfung eine vorübergehende Indifferenz. Obgleich nämlich ein Topf 10 Minuten nach dem Anhalten des Klinostaten, ein anderer nach weiteren 15 Minuten um 180° gedreht wurde, reagierten die Keimlinge in beiden zu gleicher Zeit wie in einem dritten, der vom Anhalten des Klinostaten und Beseitigung der Lichtdämpfung an stillgestanden hatte.

Klinostat angehalten u. Lichtdämpfung entfernt.	a) nach 10 Min.	b) nach 15 Min.	c)
$5^h\ 15'$	um 180° gedreht.		steht still.
$6^h\ 15'$	4 + ?? 5 ∾	3 + ?? 4 ∾	3 + ?? 4 ∾
$6^h\ 22'$	3 + ? 4 + ?? 2 ∾	3 + ? 2 + ?? 2 ∾	2 + ? 3 + ?? 1 ∾
$6^h\ 30'$	6 + 3 + ?	5 + 2 + ?	5 + 2 + ?

Indifferenz stark vorbelichteter Keimlinge bei schwachem Lichte.

5. *Avena sativa.* 9. XII, 16° C, 60 % Luftfeuchtigkeit.

Vorbelichtung von vier Töpfchen a—d unter Rotation am Fenster in hellem diffusem Tageslichte von $9^h\ 50'$—$11^h\ 1'$. Aufstellung in rotgelbem, unwirksamem Lichte in 100 cm von der Auerlampe. Belichtung hinter II + IV beginnt $11^h\ 2'$, ein frischer Dunkeltopf daneben = e, a nach 10, b nach 15, c nach 20 Minuten um 180° gedreht, d steht still.

Beginn $11^h\ 2'$	a	b	c	d	e
$12^h\ 15'$	∾	∾	∾	∾	+ ?
$12^h\ 25'$	∾	∾	∾	∾	+
$12^h\ 40'$	∾	∾	∾	∾	+
$12^h\ 50'$	5 + ?? 5 ∾	1 + ?? 5 ∾	3 + ?? 4 ∾	3 + ?? 4 ∾	++
1^h	5 + ? 3 + ?? 2 ∾	4 + ? 1 + ??	3 + ? 4 + ??	4 + ? 3 + ??	++

Es reagieren somit die nach 10, 15, 20 Minuten um 180° gedrehten Keimlinge von a, b und c ebenso schnell wie die still stehenden in d. Also auch bei der Versetzung von hellem Licht in schwaches, anfangs „Indifferenz“. Man kann daraus schließen, daß die Wirkung des schwachen Lichtes, solange die Keimlinge hoch gestimmt sind, unmerklich ist. Erst nach dem Fallen der Stimmung, also hier frühestens nach 20 Minuten, beginnt der auf heliotropische Reaktion hinzielende Vorgang kräftig einzusetzen. — Bei geringeren Lichtdifferenzen gelangen die Versuche Prot. 4 und 5 nicht.

Entstehung der Indifferenz.

6. a) *Brassica Napus,* Keimlinge von 5—6 cm Länge.
50 cm von der Nernstlampe ohne Dämpfung.
5. X. 16,5°.

10h 15′ gereizt	2,	4,	6,	8,	15,	20,	25,	30,	60,	120 Sek.
12h	+?	+?	+?	∾	∾	∾	∾	∾	∾	+??
12h 15′	+	+	+	∾	∾	∾	∾	∾	∾	+??
12h 30′	+	+	+	∾	∾	∾	∾	∾	∾	+??

b) *Brassica Napus,* Keimlinge von 2—3 cm Länge.
50 cm von der Auerlampe ohne Dämpfung.
14. XII. 15° 60%.

10h 45′ gereizt	5,	10,	20,	40 Sek.
12h 45′	+	+	∾	∾
1h	+	+	∾	∾
1h 20′	+	+	∾	∾

c) *Brassica Napus,* Keimlinge von 2—3 cm Länge.
100 cm von der Auerlampe ohne Dämpfung.

10h 30′ gereizt	1,	2,	4 Min.
12h 30′	∾	∾	∾
12h 45′	∾	∾	∾
1h	∾	∾	∾
1h 15′	∾	∾	∾

d) *Hordeum spec.*
100 cm von der Auerlampe ohne Dämpfung.
12. XII. 16° 65%.

10h 15′ gereizt	10,	60,	300 Sek.
12h	∾	∾	∾
12h 15′	∾	+?	∾
12h 30′	∾	+	∾
12h 45′	+??	+	∾
1h	+?	+	∾

e) *Hordeum spec.*
100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.
13. XII. 16° 70%.

11h 45′ gereizt	180,	240 Sek.
1 ·	∾	∾
1h 20′	∾	∾
1h 30′	∾	∾
3h 45′	∾	∾

f) *Panicum miliaceum.*
100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.
19. XII. 16° 70%.

5h 15′—5h 20′ gereizt	20,	40,	80,	160,	320 Sek.
6h 30′	∾	∾	∾	∾	∾
6h 45′	∾	∾	∾	∾	∾
7h	+	+	+	+?	+??
7h 15′	++	+	+	+?	+??
7h 30′	+	+	+	+	+

g) *Panicum miliaceum.*

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

21. XII. 16° 70%.

10^h 25′—10^h 45′ gereizt	1,	5,	7,5,	10,	15,	20 Min.
12^h 40′	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞
12^h 55′	+ ?	+ ?	+ ?	+ ? ?	∞	∞
1^h 10′	+	+ ?	+ ?	+ ? ?	∞	∞

h) *Panicum miliaceum.*

70 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung.

9. XI. 15° 60%.

10^h 30′—35′ gereizt	10,	20,	40,	80,	120,	160,	200,	240,	300 Sek.
12^h 45′	+	+	+	+ ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞
1^h	+	+	+	+ ? ?	∞	∞	∞	∞	∞
1^h 15′	+	+	+	∞	∞	∞	∞	∞	∞

7. a) *Avena satina.*

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung des Lichtes.

1. XI. 08. 15° 65%.

10^h 55′ gereizt	5,	10,	15,	20 Sek.
12^h 10′	1 + ? 5 + ? ? 7 ∞	4 + ? ? 7 ∞	4 + ? ? 7 ∞	2 + ? ? 9 ∞
12^h 20′	13 + ? ?	11 + ? ?	4 + ? 7 + ? ?	2 + ? ? 9 ∞
12^h 30′	13 + ?	11 + ? ?	4 + ? 7 + ? ?	2 + ? ? 9 ∞
12^h 40′	13 + ?	11 + ?	11 + ?	4 + ? 7 + ? ?
12^h 50′	13 +	11 +	11 +	11 + ?
1^h	13 +	11 +	11 +	5 + 6 + ?
1^h 15′	13 +	11 ×	11 ×	× bis ∞

Also auch schon bei so kurzen Induktionen ein Abnehmen der positiven Reaktion mit der Verlängerung der Belichtung.

b) 1. XI. 15° 65%.

11^h gereizt	30	40	60	80 Sek.
12^h 10′	2 + ? ? 10 ∞	∞	∞	∞
12^h 20′	4 + ? ? 8 ∞	1 + ? ? 10 ∞	∞	∞
12^h 30′	8 + ? ? 4 ∞	5 + ? ? 6 ∞	∞	∞
12^h 40′	12 + ? ?	7 + ? ? 5 ∞	∞	∞
12^h 50′	12 + ? ?	12 + ? ?	— ? ?	— ? ?
1^h	4 + ? 8 + ? ?	∞ bis ×	— ? ?	— ? ?
1^h 15′	∞ bis ×	∞ bis ×	— ?	—

c) 2. XI. 15° 65%.

9^h 30′ gereizt	90	120 Sek.
11^h 15′	3 + ? ? 11 ∞	∞
11^h 30′	3 + ? ? 11 ∞	∞
12^h	× bis — ? ?	—
12^h 25′	— ? ?	—
12^h 50′	∞	× bis ∞

d) 22. X. 14° 60%.

10^h 52′ gereizt	5,	10,	15,	20,	40,	60,	80,	100,	160,	220,	280,	480 Sek.
12^h 30′	∞	∞	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞	∞	∞
12^h 35′	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞
12^h 40′	+ ?	+ ?	+ ?	+ ?	+ ?	+ ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞
12^h 45′	+ ?	+	+	+	+	+ ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞
12^h 50′	+	+	+	+	+	+ ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞
1^h	+	+	+	+	+	+ ?	+ ? ?	+ ? ?	∞	∞	∞	∞

Überwindung der Indifferenz.

8. *Avena sativa.*

100 cm v. d. Auerlampe ohne Dämpfung des Lichtes.

13. XII. 08. 16° 70%.

11h 30' gereizt	7,	10,	12,	15,	20,	25,	30,	35,	40 Min.
1h	∾	∾	∾	∾	∾	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?
1h 10'	∾	∾	∾	∾	∾	+ ? ?	+ ?	+ ?	+ ? ?
1h 20'	∾	∾	∾	∾	∾	+ ? ?	+ ?	+	+ ?
3h 45'	∾	∾	∾	∾	∾	∾	∾	∾	∾

Einfluß der Stimmung auf die Präsentationszeit.

9. *Avena sativa.*

100 cm v. d. Auerlampe, Gelbscheibe II + IV.

a) Ohne Vorbelichtung.

7. XI. 15° 60%.

10h 10' gereizt	1,	2,	4,	8,	12 Sek.
11h 45'	∾	∾	∾	∾	+ ?
12h 5'	∾	∾	∾	+ ? ?	+
12h 20'	∾	∾	∾	+ ? ?	+

Präsentationszeit etwa 8 Sekunden.

9. XI. 15° 60%.

11h gereizt 10, 20, 40, 80, 160, 320, 640 Sek.

1h alle haben (mit der Länge der Induktionszeit zunehmend) reagiert.

Präsentationszeit kleiner als 10 Sekunden.

9. XI. 15° 60%. Schon am Vormittag benutzte Keimlinge.

5h gereizt	8,	12,	16,	20,	24 Sek.
7h	∾	+ ? ?	+	+	++

Präsentationszeit etwa 12 Sekunden, also durch die Vorbelichtung, obgleich 6 Stunden vergangen sind, etwas erhöht.

b) Vorbelichtung 1 Minute.

9. XI. 15° 60%.

5h 20' gereizt	20,	30,	40,	60 Sek.
7h	∾	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?
7h 30'	∾	+ ?	+ ?	+ ?

Präsentationszeit 20—30 Sekunden.

10. XI. 15° 60%.

10h 45' gereizt	20,	30,	40,	50,	60 Sek.
12h 45'	∾	+	+	+	+

Präsentationszeit 20—30 Sekunden.

c) Vorbelichtung 2 Minuten.

9. XI. 15° 60%.

5h 10' gereizt 50, 70, 90, 110, 130 Sek.

Resultat wegen starker individueller Differenzen fraglich, ebenso bei einem Versuch vom 11. XI.

13. XI. 16° 60%.

10^h 38′ gereizt	60,	80,	100,	120 Sek.
12^h 20′	∾	∾	∾	+ ? ?
12^h 40′	∾	∾	∾	+ ? (8 + ? 2 + ? ? 1 ∾)
12^h 55′	∾	∾	∾	+ (4 + 6 + ? 1 ∾)
1^h 10′	∾	∾	∾	× (10 × 1 + ? ?

Präsentationszeit 100—120 Sekunden.

16. XI. 14—15°, 50—55%.

10^h 40′ gereizt	70,	90,	110,	130 Sek.
12^h	∾	∾	∾	∾
12^h 15′	+ ? ?	∾	∾	∾
12^h 30′	+ ? ?	∾	∾	+ ? ?
12^h 45′	×	+ ? ?	+ ? ?	+
1^h	∾	+ ? ?	+ ? ?	+
1^h 15′	∾	+ ? ?	∾	+

Präsentationszeit 110—130 Sekunden.

d) Vorbelichtung 3 Minuten.

11. XI. 16°, 50%.

10^h 35′ gereizt	80,	100,	120,	140 Sek.
12^h 5′	∾	∾	∾	∾
12^h 15′	∾	∾	∾	∾
12^h 35′	∾	∾	∾	∾
12^h 55′	∾	∾	∾	∾

Präsentationszeit länger als 140 Sekunden.

13. XI. 16°, 60%.

10^h 50′ gereizt	60,	90,	120,	150 Sek.
12^h 40′	∾	∾	∾	4 + ? ? 6 ∾
12^h 55′	∾	∾	∾	4 + ? ? 6 ∾
1^h 10′	∾	∾	∾	×

Präsentationszeit etwa 150 Sekunden.

14. XI. 16°, 65%.

10^h 35′ gereizt	120,	140,	160,	180 Sek.
12^h 15′	∾	∾	+ ? ?	∾
12^h 25′	∾	+ ? ?	+	∾
12^h 40′	∾	∾	+	∾
1^h	∾	∾	+	+ ?
1^h 20′	∾	∾	×	+ ?

Präsentationszeit 140—160 Sekunden.

e) Vorbelichtung 5 Minuten.

14. XI. 16°, 65%.

11^h—11^h 5′ gereizt	200,	240,	280,	320 Sek.
12^h 15′	∾	∾	∾	∾
12^h 25′	∾	∾	∾	∾
12^h 40′	∾	∾	+ ? ?	+ ? ?
1^h	∾	∾	+ ? ?	+ ? ?
1^h 20′	∾	∾	×	∾

Die Induktionszeiten 280 und 320 Sekunden kommen offenbar der Präsentationszeit nahe.

17. XI. 16°, 55%.
10^h 40'—46' gereizt 3, 4, 5, 6 Min.
12^h 30' und 1^h keine Reaktion, Präsentationszeit länger als 6 Minuten.

20. I. 15,5°, 60%.

9^h 59'—10^h 5' gereizt	3,	4,	5,	6 Min.
11^h 35'	∾	∾	∾	∾
11^h 45'	∾	∾	∾	∾
11^h 55'	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?
12^h 5'	+ ? ?	+ ? ?	∾	+ ? ?
12^h 15'	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?
12^h 25'	×	×	∾	+ ?
12^h 35'	×	×	∾	+
1^h	∾	∾	∾	+

Präsentationszeit etwa 6 Minuten.

f) Vorbelichtung 10 Minuten.

14. XI. 16°, 65%.

11^h 20'—32' gereizt	6,	8,	10,	12 Min.
12^h 25'	∾	∾	∾	∾
12^h 45'	∾	∾	∾	+ ? ?
1^h	+ ? ?	+	+	+
1^h 20'	∾	+	+ ?	+ ?

Präsentationszeit 6—8 Minuten.

15. XI. 15°, 50%.

10^h 13'—23' gereizt	5,	6,	7,	8 Min.
12^h 40'	∾	∾	∾	∾
1^h	∾	+ ?	+ ?	+ ?
1^h 20'	∾	+ ?	+ ?	+ ?

Präsentationszeit 6 - 8 Minuten.

22. I. 15,5°, 65%.

10^h 5'—17' gereizt	6,	8,	10,	12 Min.
11^h 40'	∾	+ ? ?	+ ? ?	+ ? ?
12^h 15'	∾	+ ?	+ ?	+ ?

Präsentationszeit etwa 8 Minuten.

g) Vorbelichtung 20 Minuten.

24. I. 16°, 60%.

10^h 45'—59' gereizt	6,	8,	10,	14 Min.
12^h	∾	∾	2 + ? ?	3 + ? ?
12^h 10'	∾	∾	2 + ? ?	5 +
12^h 25'	+ ? ?	+ ? ?	+ ?	+
12^h 45'	+ ? ?	+ ?	+ ?	+
1^h	×	×	×	++

Präsentationszeit 6—8 Minuten.

Auf die Induktion folgende allseitige Belichtung.

10. *Avena sativa,* 100 cm v. d. Auerl., Dämpfungsscheiben II + IV.
16. XII. 17°, 60%.

10^h 45' induziert 20 Sek., rotiert	20,	40,	80,	120 Sek.
12^h 45'	+ ? ?	∾	∾	∾
1^h	+	∾	∾	∾
1^h 15'	+	∾	∾	∾

18. XII. 16°, 60%.

10^{h} 10′—18′ induziert 2 Min., rotiert	2,	4,	6,	8 Min.
12^{h} 10′	+	∞	∞	∞
12^{h} 40′	+	∞	∞	∞
1^{h} 10′	×	∞	∞	∞

18. XII. 16°, 60%.

11^{h} 17′—25′ induziert	1,	2,	4,	8 Min., rotiert dauernd.
12^{h} 40′	∞	∞	∞	∞
1^{h}	∞	∞	∞	∞
1^{h} 15′	∞	∞	∞	∞

19. XII. 16°, 70%.

11^{h} 25′—50′ induziert	10,	15,	20,	25 Min., rotiert dauernd.
12^{h} 45′	∞	∞	∞	+ ??
12^{h} 55′	∞	∞	∞	+
1^{h} 15′	∞	∞	∞	+

19. XII. 16°, 70%.

5^{h} induziert 20 Sek., rotiert	20,	25,	30,	35 Sek.
6^{h} 30′	+ ?	∞	∞	∞
6^{h} 45′	+	+ ??	∞	∞
7^{h}	+	+	∞	∞
7^{h} 15′	+	+	+ ??	∞
7^{h} 30′	+	+	∞	∞

19. XII. 16°, 70%.

5^{h} 5′ induziert 40 Sek., rotiert	40,	50,	60,	70 Sek.
6^{h} 30′	∞	∞	∞	∞
6^{h} 45′	∞	∞	∞	∞
7^{h}	∞	∞	∞	∞
7^{h} 15′	∞	∞	∞	∞
7^{h} 30′	∞	∞	∞	∞

20. XII. 16°, 70%.

10^{h} 25′ induziert 30 Sek., rotiert	30,	40,	50,	60 Sek.
12^{h} 15′	∞	∞	∞	∞
12^{h} 35′	∞	∞	∞	∞
12^{h} 50′	∞	∞	∞	∞
1^{h} 10′	∞	∞	∞	∞

20. XII. 16°, 70%.

10^{h} 35′ induziert 40 Sek., rotiert	20,	40,	60,	80 Sek.
12^{h} 15′	∞	∞	∞	∞
12^{h} 35′	+ ?	+ ?	∞	∞
12^{h} 50′	+ ?	+ ?	∞	∞
1^{h} 10′	+	+ ?	∞	∞

20. XII. 16°, 70%.

10^{h} 45′ induziert 60 Sek., rotiert	40,	60,	80,	100 Sek.
12^{h} 15′	∞	∞	∞	∞
12^{h} 35′	+ ??	+ ??	∞	∞
12^{h} 50′	+ ?	+ ??	∞	∞
1^{h} 10′	+	+ ?	∞	∞

21. XII. 16°, 70%.

11h 15′ induziert 60 Sek., rotiert	40,	60,	80,	100 Sek.
12h 40′	∾	∾	∾	∾
12h 55′	+ ??	∾	∾	∾
1h 15′	+ ?	+ ??	∾	∾
1h 25′	+	+ ?	∾	∾

21. XII. 16°, 70%.

11h 25′ induziert 120 Sek., rotiert	90,	120,	180,	240 Sek.
12h 40′	∾	∾	∾	∾
12h 55′	∾	∾	∾	∾
1h 15′	+ ??	∾	∾	∾
1h 25′	+ ?	∾	∾	∾

21. XII. 16°, 70%.

11h 30′ induziert 30 Sek., rotiert	20,	25,	30,	40 Sek.
12h 55′	∾	∾	∾	∾
1h 15′	+ ?	∾	∾	∾
1h 25′	+ ?	∾	∾	∾

22. XII. 16°, 70%.

10h 15′ induziert 60 Sek., rotiert	40,	60,	80,	100 Sek.
12h 10′	∾	∾	∾	∾
12h 20′	+ ??	∾	∾	∾
12h 30′	+ ?	∾	∾	∾

Der Rest der Protokolle folgt in abgekürzter Form:

	induziert	rotiert
23. XII.	5′	0′ +; 5 u. 7,5′ ∾
23. XII.	60″	0, 20, 40, 60″ +
23. XII.	60″	20, 40, 60″ +
24. XII.	5′	2,5′ +; 5′ ∾
24. XII.	60″	0, 20 u. 40″ +; 60″ ∾
24. XII.	5′	0, 3 u. 5′ +; 7′ ∾
14. I.	5′	0′ +; 5′ ∾
15. I.	3′	0′ +; 3 u. 8′ ∾
15. I.	7′	0′ +; 6 u. 8′ ∾
18. I.	3′	0, 60, 90, 120″ +

Mikrometrische Messung.

1. *Avena*-Coleoptile.

23. I. 09. 15°, 55%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
11h 5′	0	bei gelbrotem Licht.
11h 15′	2	
11h 25′	4	
11h 30′	5	
		Darauf 11h 32′—33′ belichtet und um 90° gedreht, sodaß die spätere Krümmungsebene mit der Bildebene zusammenfällt. Spitze wieder auf 0 gestellt.
11h 33′ 30″	0	
11h 43′ 30″	1,5	
11h 48′ 30″	2,5	

11h 58′ 30″	4	
12h 3′ 30″	5	
12h 8′ 30″	6	
12h 13′ 30″	6,5	
12h 18′ 30″	7,5	— — schwache positive Reaktion[1]).
12h 23′ 30″	8	— — positive Reaktion weiter.
12h 28′ 30″	?	— — noch weiter, Längenmessung nicht mehr möglich.

Reaktion nach 45 Minuten deutlich.

2. *Avena*-Coleoptile.

23. I. 09. 15°, 55%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
12h 26′	0	bei gelbrotem Lichte.
12h 31′	1	
12h 36′	2	
		belichtet 12h 37′—38′, um 90° gedreht und auf 0 gestellt.
12h 38′ 30″	0	
12h 48′ 30″	2	
12h 58′ 30″	3,5	
1h 3′ 30″	4	— — ganz schwache Nutation.
1h 8′ 30″	5	
1h 13′ 30″	6	— — etwas positiv gekrümmt.
1h 18′ 30″	?	— — weiter reagiert.
1h 23′ 30″	?	— — weiter reagiert.

Reaktion nach 35 Minuten.

3. *Avena*-Coleoptile.

24. I. 09. 16°, 60%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
11h 27′	0	
11h 37′	2	
		belichtet 11h 38′ 30″—39′ 30″, um 90° gedreht und auf 0 gestellt.
11h 40′	0	
11h 50′	4	— — schwache Nutation verkehrt.
12h	9,5	— — etwas positiv gekrümmt.
12h 10′	11 ?	— — weiter.
12h 20′	?	— — weiter, mit bloßem Auge beobachtet.

Reaktion nach 20 Minuten.

Da diese Reaktion überraschend schnell einsetzte, was vielleicht auf das besonders gute Wachstum zu schieben war, so wurde ein anderer Keimling desselben Topfes verfolgt, der kleiner war. Er war belichtet:

4.	11h 38′ 30″—39′ 30″, wie der vorige.	
	12h 12′	0
	12h 17′	3 — — positive Reaktion.
	12h 22′	? — — weiter gut gekrümmt.

Er war also zu dieser Zeit, 32 Minuten nach der Belichtung, auch schon in guter Reizkrümmung begriffen.

[1]) Vgl. S. 449.

5. *Avena*-Coleoptile.

24. I. 09. 16°, 60%. 100 cm v. d. Auerlampe.

Zeit	Maße in Teilstrichen.	
12ʰ 25′ 30″	0	
12ʰ 35′ 30″	2	schwache + Nutation. Belichtet 12ʰ 36′ 30″ bis 37′ 30″, um 90° gedreht und auf 0 eingestellt.
12ʰ 39′	0	
12ʰ 44′	1	
12ʰ 49′	2	
12ʰ 54′	3	
12ʰ 59′	4	
1ʰ 4′	5	
1ʰ 9′	6	
1ʰ 14′	7	— schwach positive Reaktion.
1ʰ 19′	?	— — weiter.
1ʰ 24′	?	— — stark weiter.

Reaktion nach 35 Minuten.

6. *Avena*-Coleoptile.

22. I. 09. 15,5°, 65%. 100 cm v. d. Auerlampe, 30 Sek. Belichtung!

Zeit	Maß in Teilstrichen.	
10ʰ 43′	0	
10ʰ 48′	1,5	
10ʰ 53′	3	
11ʰ 3′	6,5	belichtet 11ʰ 4′—4′ 30″, um 90° gedreht und auf 0 eingestellt.
11ʰ 5′	0	
11ʰ 10′	1,5	— — schwache + Nutation.
11ʰ 15′	3,2	— — stehen geblieben.
11ʰ 20′	4	— — ganz schwache — Nutation.
11ʰ 25′	6	— — ebenso.
11ʰ 30	7	— — deutliche + Reaktion.
11ʰ 35	8	— — ganz schwach weiter +
11ʰ 40′	9	— — deutliches Fortschreiten.
11ʰ 45′	?	— — Reaktion gut.

Reaktion nach 25 oder 35 Minuten.

Entstehung der Indifferenz in blauem Lichte.

Avena sativa.

100 cm v. d. Auerlampe. Eine Kuvette mit konzentrierter Lösung von Kupferoxydammoniak zwischengeschaltet.

4. XI. 15°, 65%.

9ʰ 45′ gereizt	1,	3,	5,	7,	9 Min.
11ʰ 15′	+ ?	∾	∾	∾	∾
11ʰ 30′	+	+ ? ?	+ ?	+ ? ?	∾
11ʰ 45′	++	× bis ∾	×	×	— ? ?
12ʰ	++	∾ bis — ? ?	×	— ? ?	— ?
12ʰ 30′	++	— ? ?	— ? ?	— ? ?	—

Literatur.

1908 A. H. Blaauw, siehe Went (30).

1. 1890 Charpentier, Recherches sur la persistance des impressions rétiniennes sur les excitations lumineuses de courte durée. Archives d'ophthalmologie Bd. 10, S. 108.

2. 1895 F. Czapek, Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsberichte der Wiener Akad., math.-naturw. Klasse, Bd. CIV, Abt. 1 S. 337.

3. 1908 W. Figdor, Experimentelle Studien über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Wiesner-Festschrift, Wien 1908.

4. 1908 H. Fitting, Referat über meine erste Mitteilung. (22). Bot. Ztg. 2. Abt., No. 20, S. 324.

5. 1909 H. Fitting, Referat über Wents Mitteilung (30). Bot. Zeitschr. Bd. I Heft 2, S. 147.

6. 1908 P. Fröschel, Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. 1. Mitteilung. Sitzungsber. der Wiener Akad., mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVII, Abt. 1, S. 235.

7. 1890 Groom u. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus u. die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biologisches Zentralblatt.

8. 1907 H. v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. XLV, S. 193.

9. 1905 E. Hering, Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Handbuch der Augenheilkunde, Leipzig, Engelmann, I. Teil, Kap. 12.

10. 1904 Hertel, Über Beeinflußung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd. V.

11. 1904 L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena, 1. Aufl.

12. 1906 J. Loeb, Über die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Pflügers Archiv, Bd. 115, S. 576.

13. 1906 Lohmann, Über Helladaptation. Zeitschr. für Physiologie und Psychologie der Sinnesorgane, Bd. 41, S. 290.

14. 1908 A. Nathansohn und E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. XLV, S. 137.

15. 1892 F. Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, S. 183.

16. 1897 F. Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 81, S. 1.

17. 1907 Wo. Ostwald, Zur Theorie der Richtungsbewegungen niederer schwimmender Organismen. III. Über die Abhängigkeit gewisser heliotropischer Reaktionen von der inneren Reibung des Mediums sowie über die Wirkung „mechanischer Sensibilisatoren“. Pflügers Archiv, Bd. 117, S. 384.

18. 1908 Wo. Ostwald, Über die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. Biochemische Ztschr. Bd. X, S. 1.

19. 1904 W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II.

20. 1903 Piper, Über Dunkeladaptation. Zeitschr. f. Physiologie und Psychologie der Sinnesorgane, Bd. 31.

21. 1909 W. Polowzow, Experimentelle Untersuchungen über die Reizerscheinungen der Pflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Einwirkung von Gasen. Jena, G. Fischer.

22. 1907 E. Pringsheim, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, S. 263.

23. 1908 E. Pringsheim, siehe Nathansohn und Pringsheim (14).

24. 1908 E. Pringsheim, Referat über Wo. Ostwald (18). Bot. Ztg., 2. Abt., No. 18, S. 289.

25. 1908 E. Pringsheim, Die Herstellung von Gelbfiltern und ihre Verwendung zu Versuchen mit lichtreizbaren Organismen. Ber. der deutschen Bot. Ges. Bd. 26a, S. 556.

26. 1908 S. S. Rabinowitsch, Über den Gang der Schwellenempfindlichkeit bei Dunkeladaptation. Zeitschr. für Augenheilkunde, Bd. XIX, und Berliner Dissertation.

27. 1908 H. Schröder, Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung. Flora, Bd. 99, S. 156.

28. 1908 J. Schütze, Die Beeinflußung des Wachstums durch den Turgeszenzzustand. Diss. Leipzig.

29. 1878 E. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena, G. Fischer und Jenaische Ztschr. f. Naturwissenschaften, Bd. XII.

30. 1908 F. A. F. C. Went, On the Investigations of Mr. A. H. Blaauw on the relation between the intensity of light and the length of illumination in the phototropic curvatures in seedlings of *Avena sativa.* Koningl. Akad. van Wetensch. Amsterdam S. 230. Übersetzt und mit Anmerkungen versehen von P. Fröschel, Östr. Bot. Ztschr. 1909, No. 2, S. 1.

31. 1876 Wiesner, Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration. Sitzungsberichte der Wiener Akad., mathem.-naturw. Klasse, Bd. 74, Abt. 1.

32. 1878 u. 1882 J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften der math.-naturw. Klasse der Wiener Akad., I. Teil, Bd. 39, II. Teil, Bd. 43.

Erklärung der Tafel.

Abbildung 1. *Vicia sativa.*

Der Topf links ganz im Dunklen erwachsen, der rechts einen Tag an diffusem Sonnenlicht rotiert. 40 cm v. d. Auerlampe nach einer Stunde photographiert. [Man beachte die Auflösung der Nutation rechts.]

Abbildung 2. *Avena sativa.*

Beide Töpfe mit Keimlingen waren dauernd im Dunkeln erzogen worden. Die eingesteckten Streichhölzchen bedeuten die während der Induktion vom Lichte abgekehrte Seite. 1 m v. d. Auerlampe, der linke Topf 5 Min., der rechte 5 Sek. belichtet. Aufnahme 2 Stunden nach der Reizung.

Abbildung 3. *Avena sativa.*

Wie oben. Der rechte Topf zeigt die bei einer gewissen Lichtintensität (45 Lux) und Belichtungsdauer (2 Min.) auftretenden schwachen negativen Spitzenreaktionen, der linke die zu dieser Zeit (3 Stunden nach der Reizung) ausgeführte positive Krümmung nach kurzer Belichtung (5 Sek.).

Abbildung 4. *Avena sativa.*

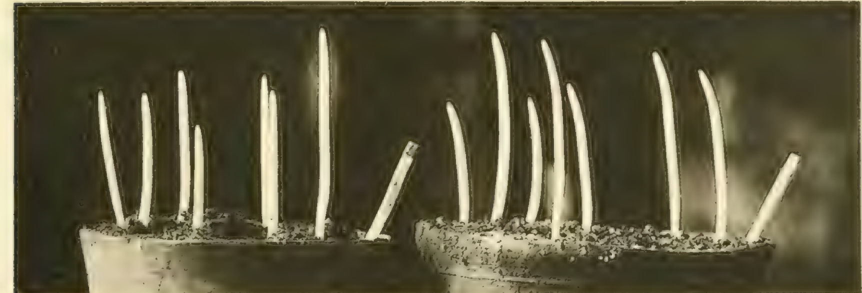
Wie oben. Der linke Topf 5 Min. schwach belichtet (100 cm v. d. Auerlampe mit Gelbscheibe II + IV), der rechte bei der gleichen Lichtintensität erst 5 Min. gereizt, dann 5 Min. rotiert. Die Abbildung zeigt die viel stärkere „negative" Krümmung.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

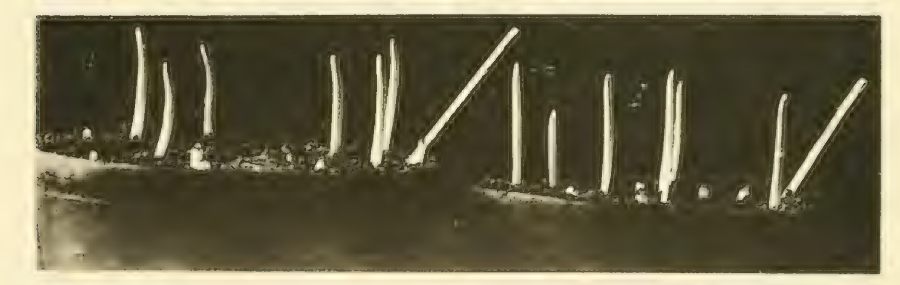
1



2



3



4

